

Direction des bibliothèques

AVIS

Ce document a été numérisé par la Division de la gestion des documents et des archives de l'Université de Montréal.

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

NOTICE

This document was digitized by the Records Management & Archives Division of Université de Montréal.

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal

**Mesures d'apparement pour des modèles de
sélection avec interactions dans une population
structurée en groupes**

par

Géraldine Martin

Département de mathématiques et de statistique
Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de
Maître ès sciences (M.Sc.)
en Probabilité

Orientation mathématiques appliquées

juillet 2009



Université de Montréal

Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé

**Mesures d'apparement pour des modèles de
sélection avec interactions dans une population
structurée en groupes**

présenté par

Géraldine Martin

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

(président-rapporteur)

Sabin Lessard

(directeur de recherche)

(membre du jury)

Mémoire accepté le:

SOMMAIRE

Ce mémoire porte sur l'étude du taux de changement de la fréquence d'un allèle. En particulier, on cherche à déterminer les conditions pour qu'un allèle rare, introduit par mutation, envahisse la population, disparaisse complètement ou coexiste avec d'autres allèles déjà présents dans la population (équilibre polymorphique).

Nous allons étudier le taux de changement d'un allèle existant sous deux formes différentes (A et B) dans une population diploïde (chaque individu porte deux gènes, l'un provenant de son père et l'autre de sa mère), avec générations discrètes et sans chevauchement (chaque individu appartient à une seule génération). La population est formée d'une infinité de colonies et les échanges entre ces colonies se font avec une certaine probabilité. De plus, nous allons considérer que la sélection naturelle (qui occasionne une différence de viabilité entre les différents génotypes) est faible.

Au début de chaque génération, chacune des colonies est formée de N couples (ou N femelles inséminées). Ces N couples produiront une infinité de rejetons parmi lesquels certains seront plus enclins que d'autres à atteindre l'âge adulte, conséquence de la sélection naturelle. Lorsque les rejetons auront atteint la maturité, ils pourront se disperser, avec une certaine probabilité, vers d'autres colonies. Ils demeureront dans leur colonie avec probabilité complémentaire. À ce stade, ils s'accoupleront avec un individu de la colonie où ils se trouvent. Finalement, nous tirerons, au hasard, un échantillon de N couples afin de former la génération suivante. Nous allons supposer que la dispersion vers les autres colonies se fait de façon proportionnelle. Par conséquent, tous les individus qui se dispersent sont remplacés par des individus provenant de l'ensemble des colonies proportionnellement à la probabilité de dispersion dans chacune

des colonies.

Dans le premier chapitre, nous allons décrire l'équation pour le taux de changement de la fréquence d'un allèle dans ce type de population. Nous allons démontrer que ce taux de changement dépend de la probabilité de dispersion, de la compétition entre les individus d'une même colonie et de la compétition entre les colonies. Par conséquent, il dépend également de la distribution des types de colonies à l'équilibre (en absence de sélection). Nous aurons recours aux coefficients d'apparement entre les deux parents afin d'explicitier davantage l'équation obtenue.

Par la suite, nous allons démontrer que l'équation obtenue pour le taux de changement de la fréquence d'un allèle est également valide pour d'autres modèles de dispersion. Toutefois, la distribution des types de colonies ne sera pas la même pour chaque modèle et donc le taux de changement ne sera pas le même non plus. Nous allons donc considérer quatre autres modèles de dispersion. Dans le premier modèle, la dispersion a lieu avant l'accouplement, mais la probabilité de dispersion des mâles n'est pas la même que celle des femelles (modèle I). Dans le second modèle, la dispersion a lieu après l'accouplement (c'est donc le couple et non l'individu qui se disperse), mais les mâles peuvent migrer pour s'accoupler avec une femelle provenant d'une colonie choisie au hasard (modèle II). Dans le troisième modèle, la dispersion a lieu avant l'accouplement, mais tous les individus d'une colonie mourront avec une certaine probabilité (probabilité d'extinction de la population). La colonie sera alors repeuplée par des individus des autres colonies (modèle III). Finalement, nous allons considérer un modèle de dispersion des gamètes (modèles IV).

Nous allons étudier le taux de changement de la fréquence d'un allèle pour le modèle d'altruisme introduit par Hamilton (1964a). Dans ce modèle, certains individus de la colonie se sacrifient pour le bénéfice des autres individus de la colonie. Nous allons

étudier les conditions pour qu'il y ait fixation ou extinction de l'allèle, ou encore, apparition d'un équilibre polymorphique stable. Nous allons démontrer que les conditions obtenues peuvent être simplifiées de façon significative si on parvient à démontrer trois approximations impliquant les coefficients d'apparement.

Par conséquent, le second chapitre porte sur l'étude des coefficients d'apparement pour les quatre modèles de dispersion énumérés précédemment. En particulier, nous allons obtenir une expression pour chacun de ces coefficients en résolvant un système d'équations. Toutefois, les expressions obtenues étant assez complexes, il s'est avéré difficile de démontrer les approximations de façon analytique. Nous avons donc utilisé une approche graphique.

TABLE DES MATIÈRES

Sommaire	iii
Liste des figures	viii
Remerciements	1
Introduction	2
Chapitre 1. Calcul du taux de changement de la fréquence d'un allèle	5
1.1. Modèles de dispersion	8
1.2. Dispersion proportionnelle	11
1.3. Autres modèles	15
1.4. Calcul des covariances	16
1.5. Modèle d'altruisme	21
Chapitre 2. Calcul des coefficients d'apparentement	26
2.1. Modèle de dispersion avant accouplement	27
2.2. Modèle de dispersion après accouplement	37
2.3. Modèle avec possibilité d'extinction de la population	45
2.4. Modèle de dispersion des gamètes avant leur union	49
Conclusion	57
Bibliographie	59
Annexe A. Modèles de populations haplo-diploïdes	A-i

A.1.	Modèle de dispersion avant accouplement	A-ii
A.2.	Modèle de dispersion après accouplement	A-xix
A.3.	Modèle avec possibilité d'extinction	A-xxvi

LISTE DES FIGURES

1.1	Modèle de dispersion	9
1.2	Situations d'identité de Gillois	18
2.1	Modèle de dispersion avant accouplement	28
2.2	Graphique de f_{IJ}/f_{II} (rouge), δ_{IJ}/δ_{II} (vert) et γ_{IJ}/γ_{II} (bleu) pour $N = 1$ et $\alpha = 0.5$	38
2.3	Graphique de f_{IJ}/f_{II} (rouge), δ_{IJ}/δ_{II} (vert) et γ_{IJ}/γ_{II} (bleu) pour $N = 2$ et $\alpha = 0.5$	38
2.4	Modèle de dispersion après accouplement	39
2.5	Graphique de f_{IJ}/f_{II} (rouge), δ_{IJ}/δ_{II} (vert) et γ_{IJ}/γ_{II} (bleu) pour $N = 2$ et $\alpha = 0.5$	46
2.6	Graphique de f_{IJ}/f_{II} (rouge), δ_{IJ}/δ_{II} (vert) et γ_{IJ}/γ_{II} (bleu) pour $N = 3$ et $\alpha = 0.5$	46
2.7	Modèle avec possibilité d'extinction	47
2.8	Graphique de f_{IJ}/f_{II} (rouge), δ_{IJ}/δ_{II} (vert) et γ_{IJ}/γ_{II} (bleu) pour $N = 2$...	49
2.9	Graphique de f_{IJ}/f_{II} (rouge), δ_{IJ}/δ_{II} (vert) et γ_{IJ}/γ_{II} (bleu) pour $N = 3$...	49
2.10	Modèle de dispersion des gamètes avant leur union	50
2.11	Graphique de f_{IJ}/f_{II} (rouge), δ_{IJ}/δ_{II} (vert) et γ_{IJ}/γ_{II} (bleu) pour $N = 5$ et $\alpha = 0.5$	56
2.12	Graphique de f_{IJ}/f_{II} (rouge), δ_{IJ}/δ_{II} (vert) et γ_{IJ}/γ_{II} (bleu) pour $N = 10$ et $\alpha = 0.5$	56

- A.1 (i) Situations d'identité de Gillois entre une femelle I et un mâle J (ii)
 Situations d'identité de Gillois entre deux mâles J_1 et J_2, A-ii
- A.2 Graphique de f_{IJ}/f_{II} (rouge), δ_{IJ}/δ_{II} (vert) et γ_{IJ}/γ_{II} (bleu) pour $N = 2$ et
 $\alpha = 0.5$ A-xviii
- A.3 Graphique de f_{IJ}/f_{II} (rouge), δ_{IJ}/δ_{II} (vert) et γ_{IJ}/γ_{II} (bleu) pour $N = 2$ et
 $\alpha = 0.5$ A-xxvi

REMERCIEMENTS

Je tiens, d'abord, à remercier mon directeur de recherche, Monsieur Sabin Lessard, pour sa patience, sa compréhension, son support, sa rigueur et, surtout, ses encouragements au moment où j'en ai eu le plus besoin.

Je tiens également à remercier mes amis Sonia, Olivier, Philippe, David et Isabelle pour les bons moments passés avec eux à discuter de nos mémoires et autres.

Je remercie également mes parents, Pierre Martin et Suzanne Lemire, d'avoir toujours cru que je réussirais.

Je remercie le Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies pour leur soutien financier qui m'a permis de me concentrer sur mes études pendant les deux années passées à la maîtrise.

Je remercie, également, le petit Elliot Lampron.

Finalement, je souhaite remercier mon conjoint, Nicolas, pour sa présence, sa compréhension, son écoute et son énorme patience.

INTRODUCTION

Il arrive parfois qu'une erreur soit commise lors de la transcription du bagage génétique d'un individu. C'est ce qu'on appelle la mutation. Cela n'aura parfois aucune conséquence visible chez ses descendants, mais occasionnera parfois l'apparition d'un nouveau gène dans la population. Lorsqu'un gène apparu par mutation est négatif, c'est-à-dire qu'il désavantage l'individu qui le porte, il aura tendance à disparaître de la population par la sélection naturelle. Toutefois, si un gène mutant est neutre ou positif, alors il pourra coexister avec les autres gènes déjà présents dans la population (apparition d'un équilibre polymorphique stable) ou encore, envahira totalement la population (fixation du gène mutant). La mutation est la principale cause de variabilité génétique et constitue donc une force évolutive importante.

Nous allons donc nous intéresser aux conditions pour lesquelles il y aura extinction ou fixation du gène mutant, ou encore, apparition d'un équilibre polymorphique stable. Dans ce dessein, nous allons considérer un modèle de population général : le modèle de population structurée. Dans ce type de modèle, la population, de taille infinie, est subdivisée en groupes (ou colonies). Au début de chaque génération, chaque colonie est formée de N couples (ou N femelles inséminées). Par ailleurs, les générations sont discrètes et sans chevauchement ; par conséquent, un individu appartient à une et une seule génération. De plus, la population est panmictique, c'est-à-dire que l'accouplement se fait au hasard et les individus sont dits diploïdes puisqu'ils portent deux jeux de chromosomes, l'un en provenance du père et l'autre de la mère. Le cas haplo-diploïde (le mâle est un oeuf non-fécondé et porte donc un seul jeu de chromosomes tandis que la femelle est diploïde) sera traité en annexe. De plus, nous allons supposer que la sélection est faible et donc, que la différence de viabilité (ou probabilité à atteindre

la maturité) entre les génotypes est faible. Lorsque les individus seront matures, ils pourront migrer vers une colonie choisie au hasard avec une certaine probabilité. Ces modèles de dispersion ont été introduits par Bulmer (1986) et Taylor (1988).

Le premier chapitre porte sur l'étude du taux de changement de la fréquence d'un allèle dans une population structurée avec dispersion, en supposant la sélection faible. L'équation décrivant le taux de changement de la fréquence d'un allèle peut s'écrire en fonction de coefficients d'apparentement. Le premier coefficient, noté F_I , est appelé coefficient de consanguinité et a été introduit par Wright (1922). Il a été défini, à l'origine, comme le coefficient de corrélation entre deux gamètes qui s'unissent avec la fonction indicatrice d'un allèle particulier comme variable. On peut montrer (voir, par exemple Crow et Kimura, 1970) qu'il représente la probabilité que les deux gènes portés par un individu soient identiques par descendance. On dit que deux gènes sont identiques par descendance s'ils sont des copies d'un gène provenant d'un ancêtre commun. Étant donné que nous utiliserons la notion d'identité par descendance à plusieurs reprises dans ce mémoire, nous allons utiliser l'abréviation i.p.d. afin de désigner cette expression. Le second coefficient a été introduit par Malécot (1948) et est appelé coefficient de parenté, noté f_{IJ} . Il correspond à la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu J soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez un individu I . Remarquons que $F_I = f_{PM}$, où M et P représentent la mère et le père de I . Le troisième coefficient, noté δ_{IJ} , représente la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu J soit i.p.d. au deux gènes de l'individu I . Finalement, γ_{IJ} correspond à la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu J soit i.p.d. à un et un seul gène de l'individu I .

Nous allons donc étudier le taux de changement de la fréquence d'un gène rare, ce qui est le cas d'un gène introduit par mutation, pour le modèle d'altruisme introduit par Hamilton (1964a). Dans ce type de modèle, certains individus vont se sacrifier afin d'aider ou de protéger d'autres individus de leur colonie. Nous allons supposer que le gène introduit par mutation favorise l'adoption d'un comportement altruiste. Naturellement, un comportement altruiste comporte un coût (c) pour l'individu qui l'adopte, mais un bénéfice (b) pour celui qui en tire profit. Le coût (ou le bénéfice) est mesuré

en diminution (ou augmentation) de la capacité d'un individu à se reproduire, à transmettre son bagage génétique à des descendants (valeur sélective). Après une analyse du taux de changement (dérivée) de la fréquence de l'allèle, on arrive à démontrer que l'on pourrait obtenir une seule condition pour que la fixation du gène mutant soit un équilibre stable et l'extinction un équilibre instable. Cette condition est la suivante :

$$\frac{c}{b} < \frac{m \frac{f_{IJ}}{f_{II}}}{1 - (1 - m) \frac{f_{IJ}}{f_{II}}},$$

et elle dépend uniquement de la probabilité de dispersion d'un individu (m) et du coefficient d'apparentement introduit par Hamilton ($R_{I \rightarrow J} = \frac{f_{IJ}}{f_{II}}$). Cette simplification est possible si on a les approximations suivantes :

$$\frac{f_{IJ}}{f_{II}} \approx \frac{\delta_{IJ}}{\delta_{II}} \approx \frac{\gamma_{IJ}}{\gamma_{II}}.$$

Celles-ci ont été établies dans les cas d'auto-fécondation partielle et d'accouplement frère-soeur partiel (Lessard 1992), mais ne l'ont jamais été, en général, dans le cas d'une population structurée en groupes avec dispersion partielle.

Par conséquent, le second chapitre vise à établir ces approximations pour plusieurs modèles de dispersion. Le traitement analytique étant plutôt lourd en raison de la complexité des équations obtenues, nous avons eu recours à une approche graphique. Une étude semblable avait été réalisée par Rocheleau (1992). Toutefois, nous avons fait l'étude pour un modèle plus général et nous avons traité un plus grand nombre de modèles. De plus, le traitement théorique pour l'utilisation de ces approximations pour un modèle d'altruisme dans une population diploïde (ou haplo-diploïde) structurée en une infinité de groupes est nouveau. Jusqu'à présent, l'étude d'un tel modèle a été faite, principalement, pour une population haploïde (voir, par exemple, Rousset et Billiard, 2000). À noter que les approximations pour les mesures d'apparentement établies dans ce mémoire peuvent également être appliquées à des approximations par des processus de diffusion pour les fréquences alléliques dans le cas d'un grand nombre de groupes (Lessard 2009).

Chapitre 1

CALCUL DU TAUX DE CHANGEMENT DE LA FRÉQUENCE D'UN ALLÈLE

Dans ce chapitre, nous allons étudier le taux de changement de la fréquence d'un allèle situé sur un locus autosomique (situé sur le locus d'un chromosome non-relié au sexe). Nous allons considérer un gène en un locus donné qui présente deux formes alléliques différentes, disons A et B , dans un modèle de population diploïde avec générations discrètes, sans chevauchement. Rappelons qu'un individu diploïde reçoit un gène de son père et un gène de sa mère au locus donné. Par ailleurs, nous allons considérer une population formée d'une infinité de colonies mais ayant un nombre fini de types, disons n . On définit une colonie de type i selon le vecteur obtenu en ordonnant les N couples de la colonie, puis les 2 individus de chaque couple et, finalement les deux gènes de chaque individu (cas diploïde). Par conséquent, une colonie de type i sera représentée par le vecteur

$$C_i = [C_{i,1}, C_{i,2}, \dots, C_{i,4N}]$$

où C_{ij} correspond à l'allèle A ou à l'allèle B , pour $i = 1, \dots, n$. Par conséquent, les fréquences génotypiques et, donc les fréquences alléliques, seront les mêmes dans deux colonies du même type.

Soit z_i la fréquence des colonies de type i et p_i la fréquence de l'allèle A dans une colonie de type i (donc $(1 - p_i)$ est la fréquence de l'allèle B dans une colonie de type i). Si p représente la fréquence de A dans la population alors :

$$p = \sum_i p_i z_i = \mathbf{p} \cdot \mathbf{z},$$

où

$$\mathbf{p} = (p_1, p_2, \dots, p_n),$$

$$\mathbf{z} = (z_1, z_2, \dots, z_n).$$

Remarquons, que p_i est une constante tandis que z_i dépend du temps. Par conséquent, p , la fréquence de A dans la population, dépend également du temps. Supposons que $\mathcal{M}(\mathbf{z}) = (m_{ij}(\mathbf{z}))_{i,j=1}^n$ est la matrice de transition pour le type de colonie d'une génération à la suivante. Par conséquent, si le vecteur $\mathbf{z} = (z_1, \dots, z_n)$ donne la distribution des colonies à la génération courante alors, à la génération suivante (ou au pas de temps suivant), la distribution est donnée par le vecteur $\mathbf{z}\mathcal{M}(\mathbf{z}) = (\sum_i z_i m_{i1}(\mathbf{z}), \dots, \sum_i z_i m_{in}(\mathbf{z}))$. Par conséquent, la matrice $\mathcal{M}(\mathbf{z})$ est stochastique et l'entrée $m_{ij}(\mathbf{z})$ correspond à la probabilité qu'une colonie de type i à une génération donnée devienne une colonie de type j à la génération suivante. De plus, on définit l'intensité de la sélection, notée $s \geq 0$, comme l'ordre de grandeur des différences des valeurs sélectives des différents génotypes AA , AB et BB à l'intérieur de la colonie (voir plus loin), une force évolutive susceptible d'avantager certains génotypes. La matrice $\mathcal{M}(\mathbf{z})$ dépend donc de s et en développant en série de Taylor autour de $s = 0$ (qui correspond au cas de neutralité, c'est-à-dire sans sélection), on obtient

$$\mathcal{M}(\mathbf{z}) = \mathcal{M}^*(\mathbf{z}) + s\dot{\mathcal{M}}(\mathbf{z}) + o(s),$$

où $\mathcal{M}^*(\mathbf{z})$ correspond à la valeur de $\mathcal{M}(\mathbf{z})$ sous neutralité ($s = 0$) et $\dot{\mathcal{M}}(\mathbf{z})$ est la dérivée par rapport à s évaluée à $s = 0$.

Nous allons considérer $(1/s)$ générations comme unité de temps. Par conséquent, si on est présentement à la génération τ , donc au temps

$$t = \frac{\tau}{1/s},$$

alors, à la génération suivante, on sera au temps

$$t' = \frac{\tau + 1}{1/s} = s\tau + s = t + s.$$

En remarquant qu'un intervalle de temps s correspond à une génération, on obtient, pour un t fixé, l'équation

$$\begin{aligned}\mathbf{z}(t+s) &= \mathbf{z}(t)\mathcal{M}(\mathbf{z}(t)) \\ &= \mathbf{z}(t)\mathcal{M}^*(\mathbf{z}(t)) + s\mathbf{z}(t)\dot{\mathcal{M}}(\mathbf{z}(t)) + o(s).\end{aligned}\tag{1.0.1}$$

En supposant la continuité et en faisant $s \rightarrow 0$, on trouve à la limite

$$\dot{\mathbf{z}}(t) = \mathbf{z}(t)\dot{\mathcal{M}}(\mathbf{z}(t)).\tag{1.0.2}$$

Par conséquent, $\mathbf{z}(t)$ est la distribution stationnaire des types de colonie sous neutralité ($s = 0$). On peut montrer que celle-ci dépend seulement de $p(t) = \mathbf{p} \cdot \mathbf{z}(t)$, la fréquence courante de A dans la population et de la structure de la population. En effet, sous neutralité, on peut appliquer la loi de Hardy-Weinberg (voir, par exemple, Ewens, 2004) selon laquelle les fréquences alléliques dans l'ensemble de la population sont constantes dans le temps et utiliser la théorie de la coalescence en suivant les ancêtres d'une colonie en remontant dans le temps pour trouver la fréquence de chaque type de colonie (Lessard, 2009).

En faisant le produit scalaire avec le vecteur \mathbf{p} dans l'équation (1.0.1), on obtient

$$\begin{aligned}\mathbf{p} \cdot \mathbf{z}(t+s) &= \mathbf{p} \cdot \mathbf{z}(t)\mathcal{M}^*(\mathbf{z}(t)) + s\mathbf{p} \cdot \mathbf{z}(t)\dot{\mathcal{M}}(\mathbf{z}(t)) + o(s) \\ &= \mathbf{p} \cdot \mathbf{z}(t) + s\mathbf{p} \cdot \mathbf{z}(t)\dot{\mathcal{M}}(\mathbf{z}(t)) + o(s),\end{aligned}$$

c'est-à-dire

$$p(t+s) = p(t) + s\mathbf{p} \cdot \mathbf{z}(t)\dot{\mathcal{M}}(\mathbf{z}(t)) + o(s).$$

Par conséquent, on trouve

$$\frac{p(t+s) - p(t)}{s} = \mathbf{p} \cdot \mathbf{z}(t)\dot{\mathcal{M}}(\mathbf{z}(t)) + \frac{o(s)}{s}.$$

Finalement, en faisant $s \rightarrow 0$, on obtient la limite

$$\dot{p}(t) = \mathbf{p} \cdot \mathbf{z}(t)\dot{\mathcal{M}}(\mathbf{z}(t)),\tag{1.0.3}$$

en supposant que cette limite existe. Remarquons que $\mathbf{z}(t)$ dans l'équation (1.0.3) est la distribution des types de colonie qui satisfait l'équation (1.0.2).

1.1. MODÈLES DE DISPERSION

Nous allons maintenant considérer une population diploïde où toutes les colonies ont une taille fixe de N couples (ou N femelles inséminées) au début de chaque génération. Les N couples de chaque colonie produiront une infinité de rejetons et la sélection naturelle fera varier leur probabilité d'atteindre la maturité de même que leur degré de fécondité, selon les génotypes. Quand ces derniers auront atteint l'âge adulte, ils pourront se disperser (avec probabilité m) vers une colonie choisie au hasard ou demeurer dans la même colonie (probabilité $1 - m$). Par la suite, ces individus matures s'accoupleront avec un membre de la colonie où ils se trouvent. Ainsi, pour maintenir la taille des colonies constante, nous tirerons un échantillon de N couples dans chaque colonie afin de passer à la génération suivante (voir la figure 1.1).

Nous considérons un modèle à deux allèles, disons A et B . Par conséquent, les trois génotypes possibles sont AA , AB et BB , que nous noterons respectivement par 2, 1 et 0. Soit q_i la fréquence de l'allèle A chez un génotype de type i (on a donc $q_2 = 1$, $q_1 = 1/2$ et $q_0 = 0$). Soient $x_{k,i}$ la fréquence du génotype k chez les rejetons de la colonie i et $w_{k,i}$ leur valeur sélective. La valeur sélective d'un individu dépend, entre autres, de l'intensité de la sélection et mesure la capacité d'un individu à se reproduire (donc d'atteindre la maturité et d'engendrer des descendants viables) et, par conséquent, à transmettre ses gènes.

Si on considère un modèle additif avec interactions par paires entre les individus et accouplement au hasard à l'intérieur de chaque colonie, alors la valeur sélective moyenne d'un individu de génotype k appartenant à la colonie i est donnée par

$$w_{k,i} = 1 + s(u_k + \bar{v}_i),$$

où u_k représente l'effet du génotype k sur l'individu lui-même et \bar{v}_i l'effet moyen des autres individus appartenant à la colonie i sur cet individu. L'effet moyen des autres individus dépend de l'effet de chaque génotype des autres individus (v_k) et de leur

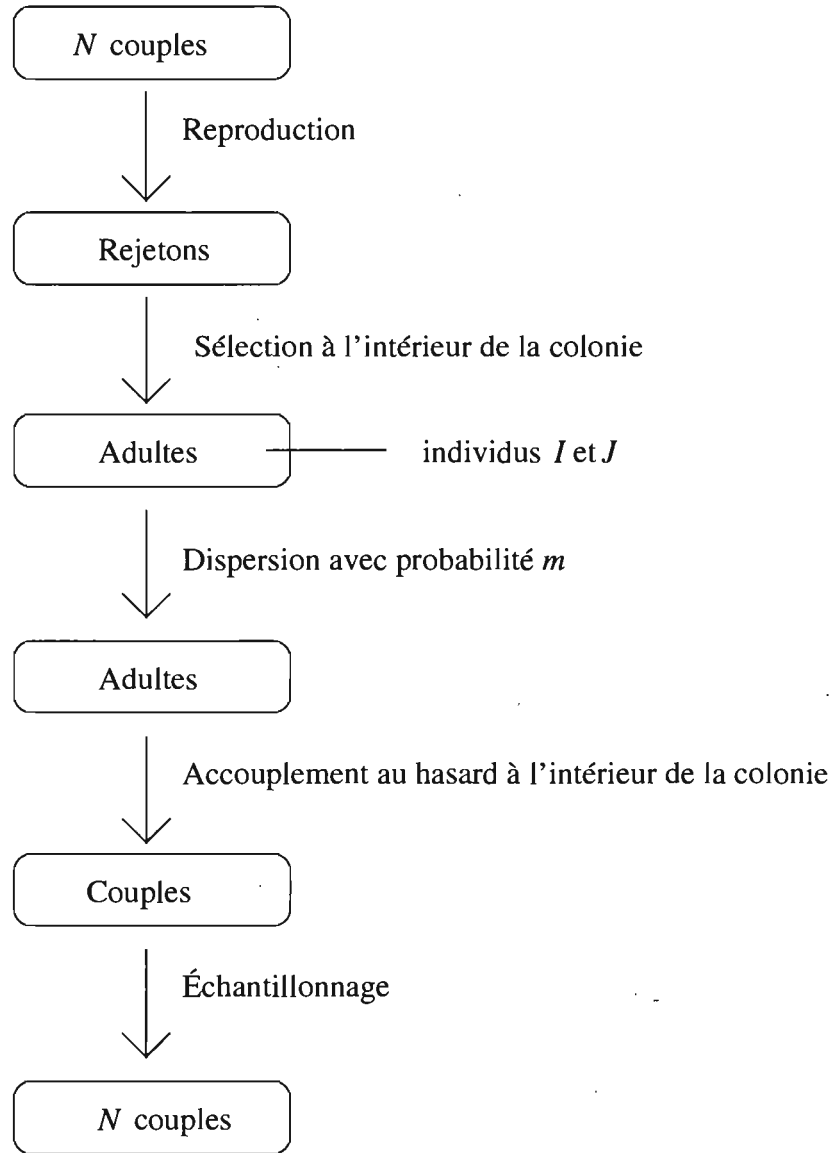


FIG. 1.1. Modèle de dispersion

fréquence dans la colonie $(x_{k,i})$ et s'exprime par

$$\bar{v}_i = \sum_{k=0}^2 x_{k,i} v_k.$$

Notons que u_k et v_k prennent des valeurs réelles, mais s est assez petit pour que $w_{k,i} > 0$.

D'après les variables définies précédemment, on peut exprimer la fréquence de l'allèle A dans une colonie de type i comme

$$p_i = \sum_{k=0}^2 x_{k,i} q_k.$$

La fréquence du génotype k dans la population entière est alors donnée par

$$x_k = \sum_{i=0}^2 x_{k,i} z_i,$$

et la fréquence de l'allèle A est donnée par

$$p = \sum_{k=0}^2 x_k q_k.$$

Soit, maintenant, $\tilde{x}_{k,i}$ la fréquence du génotype k chez les adultes d'une colonie de type i tout juste avant la dispersion. On peut écrire

$$\tilde{x}_{k,i} = \frac{x_{k,i} w_{k,i}}{\bar{w}_i}, \quad (1.1.1)$$

où \bar{w}_i est la valeur sélective moyenne d'un individu appartenant à une colonie de type i . On obtient cette dernière équation en remarquant que si on multiplie la proportion de rejetons de génotype k dans une colonie de type i par son avantage à atteindre l'âge adulte par rapport aux autres individus de la colonie, on obtient la proportion d'adultes de génotype k dans la colonie.

Par ailleurs, la valeur sélective moyenne d'un individu appartenant à une colonie de type i est donnée par

$$\begin{aligned} \bar{w}_i &= \sum_{k=0}^2 x_{k,i} w_{k,i} \\ &= \sum_{k=0}^2 x_{k,i} [1 + s(u_k + \bar{v}_i)] \\ &= \sum_{k=0}^2 x_{k,i} + s \left(\sum_{k=0}^2 x_{k,i} u_k + \bar{v}_i \sum_{k=0}^2 x_{k,i} \right) \\ &= 1 + s(\bar{u}_i + \bar{v}_i), \end{aligned} \quad (1.1.2)$$

où

$$\bar{u}_i = \sum_{k=0}^2 x_{k,i} u_k$$

est l'effet moyen d'un génotype dans une colonie de type i .

En développant en série de Taylor autour de $s = 0$, on trouve

$$\frac{1}{\bar{w}_i} = 1 - s(\bar{u}_i + \bar{v}_i) + o(s).$$

Par conséquent, en remplaçant dans l'équation (1.1.1), on obtient

$$\begin{aligned}\tilde{x}_{k,i} &= x_{k,i} [1 + s(u_k + \bar{v}_i)] [1 - s(\bar{u}_i + \bar{v}_i) + o(s)] \\ &= x_{k,i} [1 + s(u_k + \bar{v}_i) - s(\bar{u}_i + \bar{v}_i) + o(s)] \\ &= x_{k,i} [1 + s(u_k - \bar{u}_i) + o(s)].\end{aligned}$$

1.2. DISPERSION PROPORTIONNELLE

Nous allons considérer un modèle de dispersion proportionnelle. Par conséquent, tous les individus qui dispersent dans une colonie donnée seront remplacés par des individus provenant de l'ensemble des colonies proportionnellement à la probabilité de dispersion dans chaque colonie. Ainsi, la fréquence du génotype k chez les rejetons de la colonie i à la génération suivante devient

$$x'_{k,i} = (1 - m)\tilde{x}_{k,i} + m \frac{\sum_j z_j \bar{w}_j \tilde{x}_{k,j}}{\sum_j z_j \bar{w}_j}. \quad (1.2.1)$$

En effet, la fréquence du génotype k chez les rejetons de la colonie i sera la même que la fréquence du génotype k chez leurs parents au moment de l'accouplement et donc après la dispersion. Ainsi, pour la proportion de parents n'ayant pas dispersé ($1 - m$), la fréquence demeure la même qu'avant la dispersion ($\tilde{x}_{k,i}$). Toutefois, pour la proportion de parents qui ont dispersé (m), on doit considérer la probabilité qu'ils proviennent d'une certaine colonie et la fréquence du génotype k chez les adultes de cette colonie. La probabilité qu'un parent provienne de la colonie j est nécessairement proportionnelle à la capacité des individus de la colonie à engendrer des descendants et donc à la valeur sélective moyenne de la colonie (\bar{w}_j). En multipliant le résultat par la fréquence d'une colonie de type j et en sommant sur tous les types de colonie, on obtient le résultat.

En notant l'effet génotypique moyen dans la population par

$$\bar{u} = \sum_j z_j \bar{u}_j$$

et l'effet moyen des individus de la population par

$$\bar{v} = \sum_j z_j \bar{v}_j,$$

et en remplaçant (1.1.1) et (1.1.2) dans l'équation (1.2.1), on obtient

$$\begin{aligned} x'_{k,i} &= (1-m)x_{k,i} [1 + s(u_k - \bar{u}_i) + o(s)] + m \frac{\sum_j z_j x_{k,j} w_{k,j}}{\sum_j z_j [1 + s(\bar{u}_j + \bar{v}_j)]} \\ &= (1-m)x_{k,i} [1 + s(u_k - \bar{u}_i) + o(s)] + m \frac{\sum_j z_j x_{k,j} [1 + s(u_k + \bar{v}_j)]}{1 + s(\bar{u} + \bar{v})}. \end{aligned}$$

Finalement, en développant en série de Taylor autour de $s = 0$, on trouve

$$\begin{aligned} x'_{k,i} &= (1-m)x_{k,i} [1 + s(u_k - \bar{u}_i) + o(s)] \\ &\quad + m \left[\sum_j z_j x_{k,j} + s \left(u_k \sum_j z_j x_{k,j} + \sum_j z_j x_{k,j} \bar{v}_j \right) \right] [1 - s(\bar{u} + \bar{v}) + o(s)] \\ &= (1-m)x_{k,i} [1 + s(u_k - \bar{u}_i) + o(s)] \\ &\quad + m \left[x_k + s \left(u_k x_k + \sum_j z_j x_{k,j} \bar{v}_j \right) \right] [1 - s(\bar{u} + \bar{v}) + o(s)] \\ &= (1-m)x_{k,i} [1 + s(u_k - \bar{u}_i)] \\ &\quad + m \left\{ x_k + s \left[x_k (u_k - \bar{u}) + \sum_j z_j x_{k,j} (\bar{v}_j - \bar{v}) \right] \right\} + o(s). \end{aligned}$$

Par conséquent, la fréquence du génotype k chez les rejetons de la population entière à la génération suivante sera

$$\begin{aligned} x'_k &= \sum_i z_i x'_{k,i} \\ &= (1-m) \left[x_k + s \left(x_k u_k - \sum_i z_i x_{k,i} \bar{u}_i \right) \right] \\ &\quad + m \left[x_k + s \left\{ x_k (u_k - \bar{u}) + \sum_j z_j x_{k,j} (\bar{v}_j - \bar{v}) \right\} \right] + o(s) \\ &= x_k + s \left[x_k (u_k - \bar{u}) - (1-m) \sum_i z_i x_{k,i} (\bar{u}_i - \bar{u}) + m \sum_j z_j x_{k,j} (\bar{v}_j - \bar{v}) \right] + o(s). \end{aligned}$$

On peut alors obtenir facilement la fréquence de l'allèle A à cette nouvelle génération, qui est

$$\begin{aligned}
 p' &= \sum_{k=0}^2 q_k x'_k \\
 &= \sum_{k=0}^2 q_k x_k + s \left[\sum_{k=0}^2 q_k x_k (u_k - \bar{u}) - (1-m) \sum_i \sum_{k=0}^2 x_{k,i} q_k (\bar{u}_i - \bar{u}) z_i \right. \\
 &\quad \left. + m \sum_j \sum_{k=0}^2 q_k x_{k,j} (\bar{v}_j - \bar{v}) z_j \right] + o(s) \\
 &= p + s \left[\sum_{k=0}^2 q_k x_k (u_k - \bar{u}) - (1-m) \sum_i p_i (\bar{u}_i - \bar{u}) z_i + m \sum_j p_j (\bar{v}_j - \bar{v}) z_j \right] + o(s).
 \end{aligned}$$

En utilisant la définition de la dérivée et en prenant $(1/s)$ générations comme unité de temps, on trouve

$$\begin{aligned}
 \dot{p} &= \lim_{s \rightarrow 0} \left[\frac{p(t+s) - p(t)}{s} \right] \tag{1.2.2} \\
 &= \lim_{s \rightarrow 0} \left[\sum_{k=0}^2 q_k x_k (u_k - \bar{u}) - (1-m) \sum_i p_i (\bar{u}_i - \bar{u}) z_i + m \sum_j p_j (\bar{v}_j - \bar{v}) z_j + o(s) \right] \\
 &= \sum_{k=0}^2 q_k x_k (u_k - \bar{u}) - (1-m) \sum_i p_i (\bar{u}_i - \bar{u}) z_i + m \sum_j p_j (\bar{v}_j - \bar{v}) z_j,
 \end{aligned}$$

où z_i représente la proportion de colonies de type i à l'équilibre (distribution stationnaire). Maintenant, on remarque que

$$\begin{aligned}
 \sum_{k=0}^2 q_k x_k (u_k - \bar{u}) &= \sum_{k=0}^2 q_k x_k u_k - \bar{u} \sum_{k=0}^2 q_k x_k \tag{1.2.3} \\
 &= \sum_i \sum_{k=0}^2 q_k u_k x_{k,i} z_i - \sum_i \bar{u}_i z_i E[q_I] \\
 &= \sum_i \sum_{k=0}^2 q_k u_k x_{k,i} z_i - \sum_i \sum_{k=0}^2 u_k x_{k,i} z_i E[q_I] \\
 &= E[q_I u_I] - E[u_I] E[q_I] \\
 &= \text{Cov}(q_I, u_I),
 \end{aligned}$$

où q_I représente la fréquence de l'allèle A chez un individu I choisi au hasard et u_I représente l'effet qu'a son génotype sur lui-même. Par ailleurs, on trouve

$$\begin{aligned}
 \sum_i p_i (\bar{u}_i - \bar{u}) z_i &= \sum_i p_i \bar{u}_i z_i - \bar{u} p \\
 &= \sum_i \left(\sum_{k=0}^2 x_{k,i} q_k \right) \left(\sum_{l=0}^2 x_{l,i} u_l \right) z_i - \sum_i \bar{u}_i z_i E[q_I] \\
 &= \sum_i \sum_{k,l=0}^2 q_k u_l x_{k,i} x_{l,i} z_i - \sum_i \sum_{k=0}^2 u_k x_{k,i} z_i E[q_I] \\
 &= E[q_I u_I] - E[u_I] E[q_I] \\
 &= \text{Cov}(q_I, u_I),
 \end{aligned} \tag{1.2.4}$$

et

$$\sum_j p_j (\bar{v}_j - \bar{v}) z_j = \text{Cov}(q_I, v_J). \tag{1.2.5}$$

Dans ces dernières équations, I et J correspondent à deux individus distincts choisis au hasard avant la dispersion et l'accouplement, dans la même colonie, tandis que v_J représente l'effet du génotype d'un individu J sur les autres individus. En remplaçant (1.2.3), (1.2.4) et (1.2.5) dans l'équation (1.2.2), on obtient

$$\begin{aligned}
 \dot{p} &= \text{Cov}(q_I, u_I) - (1 - m) \text{Cov}(q_I, u_J) + m \text{Cov}(q_I, v_J) \\
 &= (1 - m) [\text{Cov}(q_I, u_I) - \text{Cov}(q_I, u_J)] + m [\text{Cov}(q_I, u_I) + \text{Cov}(q_I, v_J)].
 \end{aligned} \tag{1.2.6}$$

On peut remarquer que $\text{Cov}(q_I, u_J)$ représente un effet de compétition entre les individus de la même colonie tandis que $\text{Cov}(q_I, v_J)$ correspond à un effet de compétition entre les colonies. De plus, les covariances seront calculées à partir de la distribution pour les types de colonie sous neutralité ($s = 0$).

Nous venons donc de trouver le taux de changement de la fréquence d'un allèle dans un modèle où la dispersion a lieu avant l'accouplement et où l'accouplement se fait à l'intérieur de la colonie. Dans la prochaine section, nous allons nous intéresser à d'autres hypothèses de dispersion.

1.3. AUTRES MODÈLES

Tout d'abord, considérons un modèle où la dispersion a lieu avant l'accouplement, mais où la probabilité de dispersion des mâles et des femelles n'est pas la même, l'équation (1.2.6) demeure la même, à une constante près. En effet, si d_1 est la probabilité de dispersion des femelles et d_2 la probabilité de dispersion des mâles, alors la constante m de l'équation devient $m = \frac{d_1+d_2}{2}$. De plus, nous allons supposer que les mâles peuvent s'accoupler à l'intérieur de la colonie avec une certaine probabilité ou avec une femelle choisie au hasard dans la population entière avec probabilité complémentaire (modèle I, voir la figure 2.1). Dans ce cas, l'équation (1.2.6) demeure inchangée si m représente la proportion totale d'individus qui dispersent. Toutefois, la distribution stationnaire sous neutralité ne sera pas la même et donc les covariances seront également différentes.

Par ailleurs, considérons un modèle où la dispersion a lieu après l'accouplement. Étant donné que la dispersion a toujours lieu après la sélection et que la proportion d'individus qui se dispersent demeure la même, l'équation obtenue pour le taux de changement de la fréquence de l'allèle A (équation (1.2.6)) demeure inchangée. De plus, supposons que les mâles peuvent s'accoupler à l'intérieur de la colonie avec une certaine probabilité ou avec une femelle choisie au hasard dans la population entière avec probabilité complémentaire (modèle II, voir la figure 2.4). Ainsi, l'équation demeure inchangée, mais la distribution stationnaire sous neutralité ne sera pas la même et donc les covariances seront différentes.

Considérons un modèle où la dispersion a lieu avant accouplement, mais où il y a possibilité d'extinction de la population juste avant l'accouplement. Dans ce cas, la colonie sera repeuplée par des individus choisis au hasard dans l'ensemble des autres colonies (modèle III, voir la figure 2.7). Ainsi, l'équation (1.2.6) demeure toujours inchangée si on inclut la probabilité d'extinction de la population dans la probabilité de dispersion. Ainsi, avec une certaine probabilité, tous les individus d'une certaine colonie seront remplacés. Toutefois, la distribution stationnaire sous neutralité ne sera toujours pas la même que dans les deux modèles précédents et il en sera de même pour

les covariances.

Finalement, on considère un modèle de dispersion des gamètes (modèle IV, voir la figure 2.10). Dans ce type de modèle, chaque individu produit des gamètes mâles et des gamètes femelles qui pourront se disperser. Par la suite tous les gamètes d'une même colonie pourront s'unir pour former les rejetons de la génération suivante. Ainsi, un individu pourra être formé de deux gamètes du même parent (auto-fécondation). Comme se sont les gamètes qui se dispersent, la dispersion a nécessairement lieu avant la sélection. À ce moment, la fréquence de l'allèle A peut être supposée constante à l'intérieur de la population. Par conséquent, on obtient l'équation du taux de changement de la fréquence de l'allèle A en posant $m = 0$ dans l'équation (1.2.6). On obtient donc

$$\dot{p} = \text{Cov}(q_I, u_I) - \text{Cov}(q_I, u_J).$$

1.4. CALCUL DES COVARIANCES

Nous allons maintenant effectuer le calcul de la covariance entre q_I et u_I et de la covariance entre q_I et u_J afin d'obtenir l'expression du taux de changement de la fréquence de l'allèle A . Tout d'abord, rappelons que les covariances sont calculées sous neutralité ($s = 0$). Par conséquent, des gènes qui ne sont pas i.p.d. sont indépendants.

Définissons d'abord,

$$X_I = \begin{cases} 1 & \text{si le gène choisi au hasard chez un individu } I \text{ est de type } A, \\ 0 & \text{sinon.} \end{cases}$$

On remarque que

$$\text{Cov}(q_I, u_J) = \text{Cov}(X_I, u_J),$$

où I et J représentent deux individus distincts choisis au hasard avant la dispersion et l'accouplement, dans la même colonie. En effet, on a

$$\begin{aligned}
 \text{Cov}(q_I, u_J) &= E[q_I u_J] - E[q_I]E[u_J] \\
 &= E[E[X_I u_J | q_I, u_J]] - E[E[X_I | q_I]]E[u_J] \\
 &= E[X_I u_J] - E[X_I]E[u_J] \\
 &= \text{Cov}(X_I, u_J).
 \end{aligned}$$

Avant de trouver une expression pour la covariance ci-dessus, nous allons utiliser quelques coefficients d'apparentement (Lessard, 1992). Rappelons-d'abord que la notation i.p.d. représente identique par descendance. Deux gènes sont i.p.d s'ils sont des copies d'un même gène ancestral. De plus, les individus I et J sont choisis au hasard avant la dispersion et l'accouplement, à l'intérieur de la même colonie. Rappelons, également, que l'on considère les gènes des individus I et J à un locus donné d'un gène autosomique. On définit donc :

F_I = probabilité que les deux gènes de I soient i.p.d.,

f_{IJ} = probabilité qu'un gène choisi au hasard chez J soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez I ,

δ_{IJ} = probabilité qu'un gène choisi au hasard chez J soit i.p.d. aux deux gènes de I ,

γ_{IJ} = probabilité qu'un gène choisi au hasard chez J soit i.p.d. à un et un seul gène de l'individu I .

Nous allons maintenant utiliser les situations d'identité introduites par Gillois (1965) afin de mieux comprendre la signification de ces coefficients. Si on ne tient pas compte de l'origine des gènes alors il existe neuf situations d'identité entre les quatre gènes homologues de deux individus diploïdes I et J . Chacune de ces situations est présentée

à la figure 1.2. Les points représentent les gènes et deux gènes sont reliés s'ils sont i.p.d.

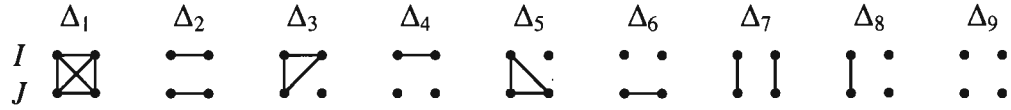


FIG. 1.2. Situations d'identité de Gillois

À l'aide de ces situations d'identité, on peut exprimer :

$$F_I = \Delta_1 + \Delta_2 + \Delta_3 + \Delta_4,$$

$$f_{IJ} = \Delta_1 + \frac{1}{2}(\Delta_3 + \Delta_5 + \Delta_7) + \frac{1}{4}\Delta_8,$$

$$\delta_{IJ} = \Delta_1 + \frac{1}{2}\Delta_3,$$

$$\gamma_{IJ} = \Delta_5 + \Delta_7 + \frac{1}{2}\Delta_8.$$

On peut remarquer, par symétrie, que

$$F_I = F_J,$$

$$f_{IJ} = f_{JI},$$

$$\delta_{IJ} = \delta_{JI},$$

$$\gamma_{IJ} = \gamma_{JI}.$$

De plus, on a

$$f_{II} = (1 + F_I)/2,$$

car f_{II} représente la probabilité qu'un gène tiré au hasard chez un individu I soit i.p.d. à un autre gène tiré au hasard chez ce même individu. Par conséquent, on tirera le même gène deux fois avec probabilité $1/2$ et alors les deux gènes seront nécessairement i.p.d.. Avec la même probabilité, les deux gènes tirés seront différents et on aura i.p.d. avec probabilité F_I . Aussi, on a

$$\delta_{II} = F_I,$$

où I et J représentent deux individus distincts choisis au hasard avant la dispersion et l'accouplement, dans la même colonie. En effet, on a

$$\begin{aligned}
 \text{Cov}(q_I, u_J) &= E[q_I u_J] - E[q_I]E[u_J] \\
 &= E[E[X_I u_J | q_I, u_J]] - E[E[X_I | q_I]]E[u_J] \\
 &= E[X_I u_J] - E[X_I]E[u_J] \\
 &= \text{Cov}(X_I, u_J).
 \end{aligned}$$

Avant de trouver une expression pour la covariance ci-dessus, nous allons utiliser quelques coefficients d'apparentement (Lessard, 1992). Rappelons-d'abord que la notation i.p.d. représente identique par descendance. Deux gènes sont i.p.d s'ils sont des copies d'un même gène ancestral. De plus, les individus I et J sont choisis au hasard avant la dispersion et l'accouplement, à l'intérieur de la même colonie. Rappelons, également, que l'on considère les gènes de I et J à un locus donné d'un gène autosomique. On définit donc :

F_I = probabilité que les deux gènes de I soient i.p.d.,

f_{IJ} = probabilité qu'un gène choisi au hasard chez J soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez I ,

δ_{IJ} = probabilité qu'un gène choisi au hasard chez J soit i.p.d. aux deux gènes de I ,

γ_{IJ} = probabilité qu'un gène choisi au hasard chez J soit i.p.d. à un et un seul gène de l'individu I .

Nous allons maintenant utiliser les situations d'identité introduites par Gillois (1965) afin de mieux comprendre la signification de ces coefficients. Si on ne tient pas compte de l'origine des gènes alors il existe neuf situations d'identité entre les quatre gènes homologues de deux individus diploïdes I et J . Chacune de ces situations est présentée

à la figure 1.2. Les points représentent les gènes et deux gènes sont reliés s'ils sont i.p.d.

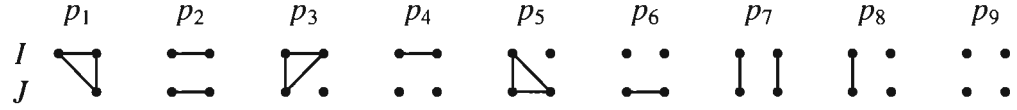


FIG. 1.2. Situations d'identité de Gillois

À l'aide de ces situations d'identité, on peut exprimer :

$$F_I = p_1 + p_2 + p_3 + p_4,$$

$$f_{IJ} = p_1 + \frac{1}{2}(p_3 + p_5 + p_7) + \frac{1}{4}p_8,$$

$$\delta_{IJ} = p_1 + \frac{1}{2}p_3,$$

$$\gamma_{IJ} = p_5 + p_7 + \frac{1}{2}p_8.$$

On peut remarquer, par symétrie, que

$$F_I = F_J,$$

$$f_{IJ} = f_{JI},$$

$$\delta_{IJ} = \delta_{JI},$$

$$\gamma_{IJ} = \gamma_{JI}.$$

De plus, on a

$$f_{II} = (1 + F_I)/2,$$

car f_{II} représente la probabilité qu'un gène tiré au hasard chez un individu I soit i.p.d. à un autre gène tiré au hasard chez ce même individu. Par conséquent, on tirera le même gène deux fois avec probabilité $1/2$ et alors les deux gènes seront nécessairement i.p.d.. Avec la même probabilité, les deux gènes tirés seront différents et on aura i.p.d. avec probabilité F_I . Aussi, on a

$$\delta_{II} = F_I,$$

puisque δ_{II} revient à calculer la probabilité que les deux gènes d'un individu I soient i.p.d. et cette probabilité est donnée par F_I . Finalement, on a

$$\gamma_{II} = 1 - F_I,$$

puisque γ_{II} revient à calculer la probabilité que les deux gènes d'un individu I ne soient pas i.p.d. ($1 - F_I$), car peu importe le gène tiré, il sera toujours i.p.d. à lui même ; on cherche donc la probabilité qu'il ne soit pas i.p.d. à l'autre gène de l'individu.

De plus, si les deux gènes d'un individu sont i.p.d. (probabilité F_I), on dit qu'il est autozygote, noté *auto*. En revanche, si ses deux gènes ne sont pas i.p.d., alors on dit qu'il est allozygote, noté *allo*. Par conséquent, un individu autozygote est nécessairement homozygote (AA ou BB), ce qui n'est pas nécessairement le cas d'un individu allozygote.

Par ailleurs, les gènes qui ne sont pas i.p.d. sont choisis au hasard, de façon indépendante.

Tout d'abord, afin d'obtenir une expression pour la covariance entre q_I et u_J , on s'intéresse à

$$E[q_I u_J] = E[X_I u_J].$$

En conditionnant sur l'état d'identité des deux gènes de J , on trouve

$$\begin{aligned} E[X_I u_J] &= E[X_J u_J | J \text{ auto}] \delta_{II} + E[X_I] E[u_J | J \text{ auto}] (F_J - \delta_{II}) + E[X_J u_J | J \text{ allo}] \gamma_{II} \\ &\quad + E[X_I] E[u_J | J \text{ allo}] (1 - F_J - \gamma_{II}). \end{aligned}$$

En effet, si l'individu J est autozygote, alors le gène choisi au hasard chez l'individu I sera i.p.d. aux deux gènes de l'individu J avec probabilité δ_{II} et, dans ce cas, $X_I = X_J$. Toutefois, le gène choisi au hasard chez l'individu I ne sera i.p.d. à aucun des deux gènes de l'individu J avec probabilité $(F_J - \delta_{II})$ et, dans ce cas, X_I et u_J seront indépendants. Par ailleurs, si l'individu J est allozygote, alors le gène choisi au hasard chez l'individu I sera i.p.d. à un seul des deux gènes de l'individu J avec probabilité γ_{II} et ne sera i.p.d. à aucun de ces gènes avec probabilité $(1 - F_J - \gamma_{II})$.

En raisonnant de la même façon, on trouve

$$\begin{aligned}
 E[u_J] &= E[u_J|J \text{ auto}]F_J + E[u_J|J \text{ allo}](1 - F_J) \\
 &= E[u_J|J \text{ auto}]\delta_{JI} + E[u_J|J \text{ allo}]\gamma_{JI} + E[u_J|J \text{ auto}](F_J - \delta_{JI}) \\
 &\quad + E[u_J|J \text{ allo}](1 - F_J - \gamma_{JI}).
 \end{aligned}$$

Par conséquent, on peut écrire

$$\begin{aligned}
 \text{Cov}(X_I, u_J) &= E[X_I u_J] - E[X_I]E[u_J] \tag{1.4.1} \\
 &= E[X_I u_J|J \text{ auto}]\delta_{JI} + E[X_I u_J|J \text{ allo}]\gamma_{JI} - E[X_I]E[u_J|J \text{ auto}]\delta_{JI} \\
 &\quad - E[X_I]E[u_J|J \text{ allo}]\gamma_{JI} \\
 &= \text{Cov}(X_J, u_J|J \text{ auto})\delta_{JI} + \text{Cov}(X_J, u_J|J \text{ allo})\gamma_{JI}.
 \end{aligned}$$

En calculant la covariance dans le cas où l'individu J est autozygote, on trouve

$$\begin{aligned}
 \text{Cov}(X_J, u_J|J \text{ auto}) &= E[X_J u_J|J \text{ auto}] - E[X_J]E[u_J|J \text{ auto}] \\
 &= pu_2 - p[pu_2 + (1 - p)u_0] \\
 &= p(1 - p)(u_2 - u_0).
 \end{aligned}$$

En effet, comme l'individu J est autozygote, alors ces deux gènes sont des copies du gène A avec probabilité p (qui est la fréquence courante de l'allèle A dans la population) et l'individu est de génotype AA (génotype 2). Toutefois, ces deux gènes sont des copies du gène B avec probabilité $1 - p$ et l'individu est du génotype BB (génotype 0). Par ailleurs, si l'individu J est allozygote, on trouve

$$\begin{aligned}
 \text{Cov}(X_J, u_J|J \text{ allo}) &= E[X_J u_J|J \text{ allo}] - E[X_J]E[u_J|J \text{ allo}] \\
 &= p^2 u_2 + p(1 - p)u_1 - p[p^2 u_2 + 2p(1 - p)u_1 + (1 - p)^2 u_0] \\
 &= p(1 - p)[p(u_2 - u_1) + (1 - p)(u_1 - u_0)].
 \end{aligned}$$

En effet, un individu allozygote est de génotype 2, 1 ou 0 avec probabilité p^2 , $2p(1-p)$ et $(1-p)^2$, respectivement. En remplaçant dans l'équation (1.4.1), on obtient

$$\begin{aligned}\text{Cov}(q_I, u_J) &= \text{Cov}(X_I, u_J) \\ &= p(1-p)(u_2 - u_0)\delta_{JI} + p(1-p)[p(u_2 - u_1) + (1-p)(u_1 - u_0)]\gamma_{JI} \\ &= p(1-p)[(u_2 - u_1)(\delta_{JI} + p\gamma_{JI}) + (u_1 - u_0)(1-p)\gamma_{JI}].\end{aligned}$$

Il en découle que

$$\begin{aligned}\text{Cov}(q_I, u_I) &= p(1-p)[(u_2 - u_1)(\delta_{II} + p\gamma_{II}) + (u_1 - u_0)(1-p)\gamma_{II}] \\ &= p(1-p)[(u_2 - u_1)(F_I + p(1-F_I)) + (u_1 - u_0)(1-p)(1-F_I)].\end{aligned}$$

De même, on obtient

$$\text{Cov}(q_I, v_J) = p(1-p)[(v_2 - v_1)(\delta_{JI} + p\gamma_{JI}) + (v_1 - v_0)(1-p)\gamma_{JI}].$$

Finalement, le taux de changement de la fréquence de l'allèle A est donné par

$$\begin{aligned}\dot{p} &= (1-m)[\text{Cov}(q_I, u_I) - \text{Cov}(q_I, u_J)] + m[\text{Cov}(q_I, u_I) + \text{Cov}(q_I, v_J)] \\ &= p(1-p)\{(1-m)[(u_2 - u_1)(F_I - \delta_{JI} + p(1-F_I - \gamma_{JI})) \\ &\quad + (u_1 - u_0)(1-p)(1-F_I - \gamma_{JI})] + m[(u_2 - u_1)(F_I + p(1-F_I)) \\ &\quad + (u_1 - u_0)(1-p)(1-F_I) + (v_2 - v_1)(\delta_{JI} + p\gamma_{JI}) + (v_1 - v_0)(1-p)\gamma_{JI}]\}.\end{aligned}$$

1.5. MODÈLE D'ALTRUISME

Nous allons maintenant considérer le modèle d'altruisme introduit par Hamilton (1964a). Dans ce modèle, certains individus se sacrifient au bénéfice des autres individus de la même colonie. Par exemple, un oiseau apercevant un prédateur fera du bruit pour avertir le nid d'un danger imminent, mais il risquera ainsi de se faire remarquer par le prédateur et mettra donc sa propre vie en péril. En supposant un modèle additif avec interactions par paires entre les individus de la même colonie, un comportement altruiste comporte un coût (c) en diminution de valeur sélective pour l'individu qui l'adopte, mais un bénéfice (b) en augmentation de valeur sélective pour un individu qui en tire profit. Dans le contexte de la section précédente, ce modèle d'altruisme

correspond à

$$u_I = -cG_I,$$

$$v_J = bG_J,$$

où G_I est une valeur génotypique représentant la probabilité qu'un individu I pose un geste altruiste avec $G_0 \leq G_1 \leq G_2$, de telle sorte que l'allèle A favorise l'altruisme. On obtient alors

$$\begin{aligned} \dot{p} &= p(1-p) \left\{ (1-m) [-c(G_2 - G_1)(F_I - \delta_{JI} + p(1 - F_I - \gamma_{JI})) \right. \\ &\quad - c(G_1 - G_0)(1-p)(1 - F_I - \gamma_{JI})] + m [-c(G_2 - G_1)(F_I + p(1 - F_I)) \\ &\quad - c(G_1 - G_0)(1-p)(1 - F_I) + b(G_2 - G_1)(\delta_{JI} + p\gamma_{JI}) + b(G_1 - G_0)(1-p)\gamma_{JI}] \Big\} \\ &= p(1-p) \left\{ (G_2 - G_1) [-c(F_I + p(1 - F_I)) + ((1-m)c + mb)(\delta_{JI} + p\gamma_{JI})] \right. \\ &\quad \left. + (G_1 - G_0) [-c(1-p)(1 - F_I) + ((1-m)c + mb)(1-p)\gamma_{JI}] \right\}. \end{aligned}$$

Le cas où l'allèle A est fixé dans la population ($p = 1$) est un équilibre stable (la fréquence de l'allèle revient vers ce point dès qu'elle s'en éloigne) si la dérivée de sa fréquence par rapport au temps est positive pour p près de 1. Pour p près de 1, on trouve

$$\dot{p} \approx p(1-p)(G_2 - G_1) [-c + ((1-m)c + mb)(\delta_{JI} + \gamma_{JI})].$$

Par conséquent, cette dérivée est positive ($\dot{p} > 0$) si

$$-c + ((1-m)c + mb)(\delta_{JI} + \gamma_{JI}) > 0,$$

et donc si

$$mb(\delta_{JI} + \gamma_{JI}) > c[1 - (1-m)(\delta_{JI} + \gamma_{JI})].$$

Après manipulations algébriques, on trouve que la dérivée est positive si

$$\frac{m(\delta_{JI} + \gamma_{JI})}{1 - (1-m)(\delta_{JI} + \gamma_{JI})} > \frac{c}{b}. \quad (1.5.1)$$

Le cas où l'allèle A disparaît de la population ($p = 0$) est un équilibre instable (la fréquence de l'allèle ne revient pas vers ce point lorsqu'elle s'en éloigne) si la dérivée

de la fréquence par rapport au temps est positive pour p près de 0. Pour p près de 0, on trouve

$$\dot{p} \approx p(1-p) \left\{ (G_2 - G_1) [-cF_I + ((1-m)c + mb)\delta_{JI}] + (G_1 - G_0) [-c(1-F_I) + ((1-m)c + mb)\gamma_{JI}] \right\}.$$

Par conséquent, cette dérivée est positive ($\dot{p} > 0$) si

$$-cF_I + ((1-m)c + mb)\delta_{JI} - c(1-F_I) + ((1-m)c + mb)\gamma_{JI} > 0,$$

puisque $G_0 \leq G_1 \leq G_2$. Après quelques manipulations algébriques, on trouve

$$F_I \left[-c + ((1-m)c + mb) \frac{\delta_{JI}}{\delta_{II}} \right] + (1-F_I) \left[-c + ((1-m)c + mb) \frac{\gamma_{JI}}{\gamma_{II}} \right] > 0.$$

Cette inégalité est vérifiée si

$$-c + ((1-m)c + mb) \frac{\delta_{JI}}{\delta_{II}} > 0$$

et

$$-c + ((1-m)c + mb) \frac{\gamma_{JI}}{\gamma_{II}} > 0,$$

donc si on a

$$mb \frac{\delta_{JI}}{\delta_{II}} > c \left[1 - (1-m) \frac{\delta_{JI}}{\delta_{II}} \right]$$

et

$$mb \frac{\gamma_{JI}}{\gamma_{II}} > c \left[1 - (1-m) \frac{\gamma_{JI}}{\gamma_{II}} \right].$$

Finalement, ces deux inégalités peuvent s'écrire comme

$$m \frac{\frac{\delta_{JI}}{\delta_{II}}}{1 - (1-m) \frac{\delta_{JI}}{\delta_{II}}} > \frac{c}{b}$$

et

$$\frac{m \frac{\gamma_{JI}}{\gamma_{II}}}{1 - (1-m) \frac{\gamma_{JI}}{\gamma_{II}}} > \frac{c}{b},$$

respectivement. En conclusion, la dérivée est positive si

$$\frac{c}{b} < \min \left\{ \frac{m \frac{\delta_{JI}}{\delta_{II}}}{1 - (1-m) \frac{\delta_{JI}}{\delta_{II}}}, \frac{m \frac{\gamma_{JI}}{\gamma_{II}}}{1 - (1-m) \frac{\gamma_{JI}}{\gamma_{II}}} \right\}. \quad (1.5.2)$$

En remarquant que la fonction $\frac{mx}{1-(1-m)x}$ est une fonction croissante pour tout $x > 0$ et en posant $M = \min \left\{ \frac{\delta_{II}}{\delta_{II}}, \frac{\gamma_{II}}{\gamma_{II}} \right\}$, on obtient que $p = 0$ est un équilibre instable si

$$\frac{c}{b} < \frac{mM}{1 - (1-m)M}. \quad (1.5.3)$$

Par conséquent, le prochain chapitre portera sur l'étude des rapports $\frac{\delta_{II}}{\delta_{II}}$ et $\frac{\gamma_{II}}{\gamma_{II}}$ pour tous les types de modèle de dispersion énumérés dans ce chapitre. En particulier, on tentera de démontrer que

$$\frac{\delta_{II}}{\delta_{II}} \simeq \frac{\gamma_{II}}{\gamma_{II}} \simeq \frac{f_{II}}{f_{II}}.$$

Le coefficient $\frac{f_{II}}{f_{II}}$ représente le coefficient d'apparement introduit par Hamilton (1964a) pour une population panmictique. On cherche donc à retrouver ce coefficient dans une population structurée. De plus si on arrive à établir les approximations ci-dessus, l'inégalité (1.5.1) devient

$$\frac{m \frac{f_{II}}{f_{II}} (\delta_{II} + \gamma_{II})}{1 - (1-m) \frac{f_{II}}{f_{II}} (\delta_{II} + \gamma_{II})} > \frac{c}{b}.$$

En effet, l'approximation peut s'écrire comme

$$\begin{aligned} \delta_{II} &\simeq \frac{f_{II}}{f_{II}} \delta_{II}, \\ \gamma_{II} &\simeq \frac{f_{II}}{f_{II}} \gamma_{II}. \end{aligned}$$

De plus, on remarque que $\delta_{II} + \gamma_{II} = 1$ puisque δ_{II} correspond à la probabilité que les deux gènes d'un individu I soient i.p.d. et γ_{II} correspond à la probabilité que les deux gènes d'un individu I ne soient pas i.p.d. Par conséquent, l'inégalité (1.5.1) peut s'écrire

$$\frac{c}{b} < \frac{m \frac{f_{II}}{f_{II}}}{1 - (1-m) \frac{f_{II}}{f_{II}}}.$$

Si les approximations sont vérifiées, cette inégalité devient la même que l'inégalité (1.5.3). On obtient ainsi une seule condition pour que la fixation de l'allèle A soit un équilibre stable et que l'extinction de l'allèle A soit un équilibre instable.

Par conséquent, si les deux seuls points critiques de la dérivée sont en $p = 0$ et $p = 1$ et que l'inégalité (1.5.1) est vérifié, alors il y aura fixation de l'allèle mutant.

De plus, en observant l'équation de la dérivé de la fréquence par rapport au temps, on constate que les deux premiers termes sont toujours positifs, et que le reste est linéaire en p . Par conséquent, il existe au plus un autre point critique. Par ailleurs, si l'inégalité (1.5.3) est vérifiée, cet équilibre serait un équilibre polymorphique stable, c'est-à-dire que les deux allèles coexisteraient. On souhaite utiliser ce résultat afin de déterminer sous quelles conditions la fréquence d'un allèle rare, introduit par mutation, augmentera. En particulier, on cherche à déterminer quelles sont les conditions pour qu'il y ait fixation ou extinction de l'allèle mutant, ou encore, apparition d'un équilibre polymorphique stable.

Chapitre 2

CALCUL DES COEFFICIENTS D'APPARENTEMENT

Dans ce chapitre, nous allons étudier l'évolution d'un certain gène dans des modèles de population diploïde (mâles et femelles diploïdes). En particulier, nous nous intéresserons à la probabilité que deux ou plusieurs gènes soient identiques par descendance (i.p.d.), c'est-à-dire qu'ils soient la copie d'un même gène et, par conséquent, qu'ils proviennent d'un ancêtre commun. Nous allons considérer les quatre modèles de dispersion introduits à la section 1.3. Rappelons que les générations sont discrètes et sans chevauchement. Par conséquent, nous trouverons les valeurs, à l'équilibre, pour les coefficients d'apparentement introduits au chapitre précédent :

F_I = probabilité que les deux gènes d'un individu choisi au hasard soient i.p.d.,

f_{IJ} = probabilité qu'un gène choisi au hasard chez l'individu J soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez l'individu I ,

δ_{IJ} = probabilité qu'un gène choisi au hasard chez l'individu J soit i.p.d. aux deux gènes de l'individu I ,

γ_{IJ} = probabilité qu'un gène choisi au hasard chez l'individu J soit i.p.d. à un et un seul gène de l'individu I .

Nous allons maintenant introduire un cinquième coefficient qui sera utile lors de nos calculs :

f_{IJK} = probabilité qu'un gène choisi au hasard chez l'individu K soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez l'individu J et un gène choisi au hasard chez l'individu I .

Rappelons qu'étant donné que nous considérons un modèle de population à une infinité de colonies, la probabilité d'identité par descendance entre les individus provenant de colonies différentes est nulle. Par conséquent, les individus I , J et K sont tirés au hasard dans la même colonie, avant la dispersion et l'accouplement. De plus, nous avons établi, au chapitre précédent, que

$$F_I = F_J,$$

$$f_{IJ} = f_{JI},$$

$$\delta_{IJ} = \delta_{JI},$$

$$\gamma_{IJ} = \gamma_{JI}.$$

Nous aurons également,

$$f_{IJK} = f_{IKJ} = f_{JIK} = f_{JKI} = f_{KIJ} = f_{KJI}.$$

Pour chacun des modèles que nous allons considérer, nous obtiendrons, à l'équilibre, un système d'équations que nous tenterons de résoudre numériquement afin d'obtenir une expression pour les cinq coefficients introduits précédemment. Par la suite, nous vérifierons graphiquement les approximations

$$f_{IJ}/f_{II} \simeq \delta_{IJ}/\delta_{II} \simeq \gamma_{IJ}/\gamma_{II}.$$

2.1. MODÈLE DE DISPERSION AVANT ACCOUPLEMENT

Considérons un premier modèle dans lequel les femelles et les mâles migrent de façon uniforme vers une colonie choisie au hasard avant de s'accoupler avec probabilités d_1 et d_2 , respectivement. Par la suite, les mâles s'accouplent avec une femelle provenant de la même colonie avec probabilité α ou migrent à nouveau pour s'accoupler avec une femelle provenant d'une colonie choisie au hasard avec probabilité $1 - \alpha$.

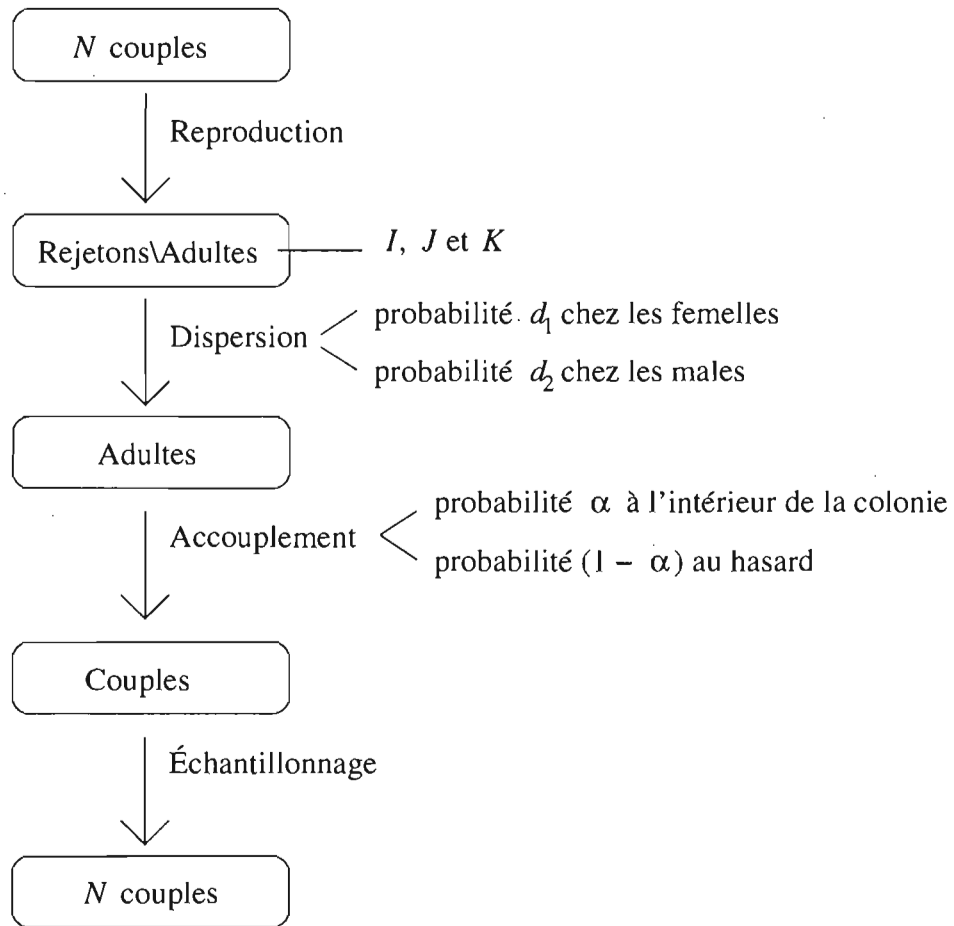


FIG. 2.1. Modèle de dispersion avant accouplement

On considère les individus I, J et K juste avant la dispersion (voir figure 2.1).

Nous utiliserons les paramètres suivants :

$$k_1 = 1 - d_1,$$

$$k_2 = 1 - d_2,$$

et le symbole "prime" pour indiquer qu'un individu provient de la génération suivante. De plus, nous utiliserons les symboles M, P et C pour désigner une mère, un père et un couple de parents, respectivement.

On obtient

$$F_{I'} = k_1 k_2 \alpha f_{IJ}, \quad (2.1.1)$$

pour la probabilité que les deux gènes d'un individu soient i.p.d. En effet, il faut que les deux parents de l'individu proviennent de la même colonie pour que la probabilité d'identité par descendance soit non nulle. Par conséquent, la mère et le père ne doivent pas avoir migré et l'accouplement doit avoir eu lieu à l'intérieur de la colonie (avec probabilité $k_1 k_2 \alpha$). De plus, le gène provenant de la mère doit être i.p.d. à celui provenant du père ce qui revient à calculer la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez un autre individu provenant de la même colonie (f_{IJ}). On obtient également

$$f_{I'J'} = \frac{1}{N} \left(\frac{1}{4} + \frac{1}{4} F_I + \frac{1}{2} f_{PM} \right) + \left(1 - \frac{1}{N} \right) f_{C_1 C_2}$$

pour la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez un autre individu de la même colonie. En effet, les deux individus proviennent du même couple de parents avec probabilité $1/N$. Dans ce cas, les deux gènes tirés sont des copies du même gène chez le même parent (et donc i.p.d.) avec probabilité $1/4$. Avec la même probabilité, les gènes sont des copies de gènes différents chez le même parent et on doit alors multiplier par la probabilité que les deux gènes du parent soient i.p.d. (F_I). Enfin, les deux gènes tirés proviennent de parents différents avec probabilité $1/2$ et on doit multiplier par la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez l'un des parents soit i.p.d. un gène choisi au hasard chez l'autre ($f_{PM} = f_{MP}$). D'autre part, les deux individus proviennent de couples de parents différents avec probabilité $(1 - 1/N)$ et on doit alors considérer la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez l'un des deux couples de parents soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez l'autre couple de parents ($f_{C_1 C_2}$).

D'autre part, on trouve

$$f_{PM} = k_1 k_2 \alpha f_{IJ},$$

pour la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez le père soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez la mère. En effet, les deux parents doivent provenir de la même colonie pour que la probabilité d'identité par descendance soit non nulle et donc tous deux ne doivent pas avoir migré et l'accouplement doit avoir eu lieu à l'intérieur de la colonie

(probabilité $k_1 k_2 \alpha$). On cherche alors la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez un autre individu provenant de la même colonie (f_{IJ}). De plus, on a

$$\begin{aligned} f_{C_1 C_2} &= \frac{1}{4} k_1^2 f_{IJ} + \frac{1}{2} k_1 k_2 \alpha f_{IJ} + \frac{1}{4} \alpha^2 k_2^2 f_{IJ} \\ &= \left(\frac{k_1 + \alpha k_2}{2} \right)^2 f_{IJ}, \end{aligned}$$

pour la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez l'un des deux couples de parents soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez l'autre couple de parents. En effet, les deux gènes tirés sont d'origine maternelle avec probabilité $1/4$ et on doit donc multiplier par la probabilité que les deux mères proviennent de la même colonie (k_1^2) et par la probabilité que les deux gènes tirés soient i.p.d. (f_{IJ}). Ensuite, avec probabilité $1/2$, les deux gènes tirés proviennent de parents de sexe différent et on doit alors multiplier par la probabilité que la mère formant l'un des couples et le père formant l'autre ne se dispersent pas et que le père s'accouple à l'intérieur de la colonie ($k_1 k_2 \alpha$) et, encore une fois, par la probabilité que les deux gènes soient i.p.d. (f_{IJ}). Finalement, les deux gènes tirés sont d'origine paternelle avec probabilité $1/4$ et on doit multiplier par la probabilité que les deux pères proviennent de la même colonie, c'est-à-dire par la probabilité qu'ils n'aient pas dispersé et que tous deux se soient accouplés à l'intérieur de la colonie ($k_2^2 \alpha^2$). On multiplie, finalement, par f_{IJ} .

Par conséquent, après simplification, on obtient

$$f_{I'J'} = \frac{1}{4N} (1 + F_I + 2\alpha k_1 k_2 f_{IJ}) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(\frac{k_1 + \alpha k_2}{2}\right)^2 f_{IJ}. \quad (2.1.2)$$

Par ailleurs, on trouve

$$\delta_{I'J'} = \frac{1}{N} \left(\frac{1}{2} f_{PM} + \frac{1}{2} \delta_{PM} \right) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(\frac{1}{2} f_{P_1 M_1 M_2} + \frac{1}{2} f_{P_1 M_1 P_2} \right),$$

pour la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu soit i.p.d. aux deux gènes d'un autre individu de la même colonie. En effet, les deux individus ont les mêmes parents avec probabilité $1/N$ et alors, le gène tiré chez l'individu J' est le même

gène que celui provenant du même parent chez l'individu I' avec probabilité $1/2$. On doit alors multiplier par la probabilité que les deux gènes de I' soient i.p.d., donc par la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez la mère soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez le père (f_{PM}). Aussi, avec probabilité $1/2$, le gène tiré chez l'individu J' ne sera pas le même que le gène provenant du même parent chez l'individu I' et on doit donc multiplier par la probabilité que les deux gènes provenant de ce parent soient i.p.d. entre eux, mais aussi i.p.d. à celui provenant de l'autre parent ($\delta_{PM} = \delta_{MP}$). De plus, avec probabilité $(1 - 1/N)$, les deux individus proviennent de parents différents. Dans ce cas, le gène tiré chez l'individu J' provient de la mère avec probabilité $1/2$ et on calcule alors la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez la mère d'un des couples de parents soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez la mère et chez le père de l'autre couple de parents ($f_{P_1M_1M_2}$). Aussi, avec probabilité $1/2$, le gène tiré chez l'individu J' provient du père et on doit donc calculer la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez le père d'un des couples de parents soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez la mère et chez le père de l'autre couple de parents ($f_{P_1M_1P_2}$).

On trouve, d'abord,

$$\delta_{PM} = k_1 k_2 \alpha \delta_{IJ},$$

puisque les deux parents doivent provenir de la même colonie et donc tous deux ne doivent pas avoir migré et l'accouplement doit avoir eu lieu à l'intérieur de la colonie (avec probabilité $k_1 k_2 \alpha$). De plus, on obtient

$$f_{P_1M_1M_2} = k_1^2 k_2 \alpha f_{IJK},$$

puisque la mère de l'un des couples ainsi que les deux parents de l'autre couple doivent provenir de la même colonie, et donc ne doivent pas avoir dispersé, et l'accouplement du couple P_1 et M_1 doit avoir eu lieu à l'intérieur de la colonie (avec probabilité $k_1^2 k_2 \alpha$). De même, on a

$$f_{P_1M_1P_2} = k_1 k_2^2 \alpha^2 f_{IJK},$$

puisque le père de l'un des couples ainsi que les deux parents de l'autre couple doivent provenir de la même colonie, et donc ne doivent pas avoir dispersé, et l'accouplement des deux couples doit avoir eu lieu à l'intérieur de la colonie (avec probabilité $k_2 k_1 k_2 \alpha^2$).

Après manipulations algébriques, on obtient

$$\delta_{I'J'} = \frac{1}{2N} \alpha k_1 k_2 (f_{IJ} + \delta_{IJ}) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \alpha k_1 k_2 \frac{k_1 + \alpha k_2}{2} f_{IJK}. \quad (2.1.3)$$

Pour la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu soit i.p.d. à un et un seul gène d'un autre individu provenant de la même colonie, on trouve

$$\begin{aligned} \gamma_{I'J'} = \frac{1}{N} & \left[\frac{1}{2} (1 - f_{PM}) + \frac{1}{2} (F_I - \delta_{PM} + \frac{1}{2} \gamma_{PM}) \right] \\ & + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left[\frac{1}{2} (\xi_{M_1 P_1 M_2} + \xi_{P_1 M_1 M_2}) + \frac{1}{2} (\xi_{M_1 P_1 P_2} + \xi_{P_1 M_1 P_2}) \right]. \end{aligned}$$

En effet, les deux individus ont les mêmes parents avec probabilité $1/N$ et le gène tiré chez l'individu J' est le même gène que celui provenant du même parent chez l'individu I' avec probabilité $1/2$. On doit alors multiplier par la probabilité que les deux gènes de I' ne soient pas i.p.d., donc par la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez le père ne soit pas i.p.d. à un gène choisi au hasard chez la mère ($1 - f_{PM}$). Aussi, le gène tiré chez l'individu J' ne sera pas le même que celui provenant du même parent chez l'individu I' avec probabilité $1/2$. On doit alors multiplier par la probabilité que ceux-ci soient i.p.d. mais non i.p.d. à l'autre gène de l'individu I' ($F_I - \delta_{PM}$), ou par la probabilité que le gène tiré chez l'individu J' soit i.p.d. à celui provenant de l'autre parent chez I' mais non i.p.d. à celui provenant du même parent ($\gamma_{PM}/2$). De plus, avec probabilité $(1 - 1/N)$, les deux individus proviennent de parents différents et le gène tiré chez l'individu J' provient de la mère avec probabilité $1/2$. On calcul alors la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez la mère d'un des couples de parents soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez le père de l'autre couple de parents mais non i.p.d. à celui provenant de la mère ($\xi_{M_1 P_1 M_2}$), ou qu'il soit i.p.d. à celui de la mère provenant de

l'autre couple de parent mais non i.p.d. à celui du père ($\xi_{P_1 M_1 M_2}$). Avec la même probabilité, le gène tiré chez l'individu J' provient du père et on procède de façon analogue.

En premier lieu, on trouve

$$\gamma_{PM} = k_1 k_2 \alpha \gamma_{IJ},$$

puisque les deux parents doivent, encore une fois, provenir de la même colonie (probabilité $k_1 k_2 \alpha$). On trouve également

$$\xi_{M_1 P_1 M_2} = k_1 \alpha k_2 [(1 - k_1) f_{IJ} + k_1 (f_{IJ} - f_{IJK})],$$

pour la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez la mère d'un des deux couples de parents soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez le père de l'autre couple de parents mais non i.p.d. à un gène choisi au hasard chez la mère. En effet, avec probabilité $k_1 \alpha k_2$, la mère M_2 de l'un des couples de parent provient de la même colonie que le père P_1 de l'autre couple. Si l'autre mère M_1 provient d'une colonie choisie au hasard (probabilité $1 - k_1$), alors ses gènes ne peuvent être i.p.d. à ceux des deux autres, et on calcule alors la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez la mère M_2 soit i.p.d. à un gène tiré au hasard chez le père P_1 (probabilité f_{IJ} puisque M_2 et P_1 proviennent de la même colonie). Si, toutefois, la mère M_1 provient elle aussi de la même colonie (probabilité k_1), on doit multiplier par la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez la mère M_2 soit i.p.d. à un gène tiré au hasard chez le père P_1 mais non i.p.d. à un gène tiré au hasard chez la mère M_1 (probabilité $f_{IJ} - f_{IJK}$, puisque les trois individus proviennent de la même colonie). De façon analogue, on obtient

$$\xi_{P_1 M_1 M_2} = k_1^2 [(1 - \alpha k_2) f_{IJ} + \alpha k_2 (f_{IJ} - f_{IJK})],$$

$$\xi_{M_1 P_1 P_2} = (\alpha k_2)^2 [(1 - k_1) f_{IJ} + k_1 (f_{IJ} - f_{IJK})],$$

et

$$\xi_{P_1 M_1 P_2} = k_1 \alpha k_2 [(1 - \alpha k_2) f_{IJ} + \alpha k_2 (f_{IJ} - f_{IJK})].$$

En simplifiant, on obtient

$$\gamma_{I'J'} = \frac{1}{2N} \left[1 + F_I - \alpha k_1 k_2 \left(f_{IJ} + \delta_{IJ} - \frac{1}{2} \gamma_{IJ} \right) \right] + 2 \left(1 - \frac{1}{N} \right) \frac{k_1 + \alpha k_2}{2} \left[\frac{k_1 + \alpha k_2}{2} f_{IJ} - \alpha k_1 k_2 f_{IJK} \right]. \quad (2.1.4)$$

Finalement, on a

$$f_{I'J'K'} = \frac{1}{N^2} \left[\frac{1}{16} + \frac{3}{16} F_I + \frac{3}{8} f_{PM} + \frac{3}{8} \delta_{PM} \right] + \frac{3}{N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left[\frac{1}{4} f_{C_1 C_2} + \frac{1}{4} \delta_{C_1 C_2} + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} f_{P_1 M_1 P_2} + \frac{1}{2} f_{P_1 M_1 M_2} \right) \right] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) f_{C_1 C_2 C_3},$$

pour la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez l'individu K' soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez l'individu J' et un gène choisi au hasard chez l'individu I' , ces deux individus provenant de la même colonie. En effet, les trois individus ont les mêmes parents avec probabilité $1/N^2$ et, dans ce cas, le gène tiré au hasard chez chacun des trois individus est une copie du même gène chez le même parent avec probabilité $1/16$. Avec probabilité $3/16$, les trois gènes tirés proviennent du même parent mais ne sont pas tous une copie du même gène. On doit alors multiplier par la probabilité que les deux gènes du parent soient i.p.d. (F_I). Avec probabilité $3/8$, deux des trois gènes tirés sont des copies du même gène chez le même parent tandis que l'autre gène tiré provient de l'autre parent. On doit alors multiplier par la probabilité que le gène du premier parent soit i.p.d. au gène de l'autre parent (f_{PM}). Finalement, les trois gènes tirés seront des copies de trois gènes différents avec probabilité $3/8$. Par conséquent, deux d'entre eux sont nécessairement des copies respectives des deux gènes du même parent tandis que l'autre est une copie de l'un des deux gènes de l'autre parent. On doit donc multiplier par la probabilité qu'un gène tiré au hasard chez l'un des parents soit i.p.d. aux deux gènes de l'autre parent (δ_{PM}). De plus, exactement deux des trois individus ont les mêmes parents avec probabilité $(3/N)(1 - 1/N)$. Dans ce cas, les deux gènes tirés chez les deux individus provenant des mêmes parents sont des copies du même gène du même parent avec probabilité $1/4$. On doit alors multiplier par la probabilité que ce

gène provenant de l'un des deux parents du couple soit i.p.d. au gène tiré chez l'individu provenant d'un autre couple de parent ($f_{C_1C_2}$). Aussi, les deux gènes tirés chez les deux individus ayant les mêmes parents proviennent du même parent mais sont des copies de gènes différents de ce parent avec probabilité 1/4. On doit alors calculer la probabilité que le gène tiré chez l'individu provenant d'un autre couple de parent soit i.p.d. aux deux gènes d'un des parents du premier couple ($\delta_{C_1C_2}$). Finalement, les deux gènes tirés chez les individus provenant du même couple sont des copies de gènes de parents différents avec probabilité 1/2. De plus, le gène tiré chez l'autre individu sera d'origine paternelle avec probabilité 1/2 et on devra alors multiplier par la probabilité qu'un gène tiré au hasard chez ce père soit i.p.d. à un gène tiré au hasard chez la mère et chez le père de l'autre couple de parents ($f_{P_1M_1P_2}$). De la même façon, le gène tiré au hasard chez l'individu n'ayant pas les mêmes parents que les deux autres est d'origine maternelle avec probabilité 1/2 et on multiplie alors par la probabilité qu'un gène tiré au hasard chez cette mère soit i.p.d. à un gène tiré au hasard chez la mère et chez le père de l'autre couple de parents ($f_{P_1M_1M_2}$). En dernier lieu, les trois individus proviennent de couples de parents distincts avec probabilité $(1 - 1/N)(1 - 2/N)$. Dans ce cas, on doit calculer la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez les parents du premier individu soit i.p.d. à un gène tiré au hasard chez les parents du second individu et i.p.d. à un gène tiré au hasard chez les parents du troisième individu ($f_{C_1C_2C_3}$).

De plus, on trouve

$$\begin{aligned}\delta_{C_1C_2} &= \frac{1}{4}k_1^2\delta_{JJ} + \frac{1}{2}k_1\alpha k_2\delta_{JJ} + \frac{1}{4}(\alpha k_2)^2\delta_{JJ} \\ &= \left(\frac{k_1 + \alpha k_2}{2}\right)^2 \delta_{JJ},\end{aligned}$$

puisque les trois gènes tirés sont d'origine maternelle avec probabilité 1/4 et on doit multiplier par la probabilité que les deux mères proviennent de la même colonie (k_1^2) et par la probabilité que le gène de l'une soit i.p.d. aux deux gènes de l'autre (δ_{JJ}). Ensuite, avec probabilité 1/2, les gènes tirés proviennent de parents de sexe différent et on doit alors multiplier par la probabilité que la mère formant l'un des couples et le père formant l'autre ne se dispersent pas et que le père en question s'accouple à l'intérieur de la colonie ($k_1k_2\alpha$) et, encore une fois, par la probabilité que le gène de

l'un soit i.p.d. aux deux gènes de l'autre (δ_{IJ}). Finalement, avec probabilité 1/4, les gènes tirés sont d'origine paternelle et on doit multiplier par la probabilité que les deux pères proviennent de la même colonie et donc qu'ils n'aient pas migré et qu'ils se soient accouplés à l'intérieur de la colonie ($k_2^2 \alpha^2$) multiplié, encore une fois, par δ_{IJ} .

On trouve également

$$\begin{aligned} f_{C_1 C_2 C_3} &= \frac{1}{8} k_1^3 f_{IJK} + \frac{3}{8} k_1^2 \alpha k_2 f_{IJK} + \frac{3}{8} k_1 (\alpha k_2)^2 f_{IJK} + \frac{1}{8} (\alpha k_2)^3 f_{IJK} \\ &= \left(\frac{k_1 + \alpha k_2}{2} \right)^3 f_{IJK}, \end{aligned}$$

puisque les trois gènes tirés sont d'origine maternelle avec probabilité 1/8 et on doit alors multiplier par la probabilité que les trois mères proviennent de la même colonie (k_1^3) et par la probabilité que les trois gènes soient i.p.d. (f_{IJK}). Ensuite, avec probabilité 3/8, exactement deux des trois gènes tirés sont d'origine maternelle (ou paternelle) et on doit alors multiplier par la probabilité que ceux-ci ne se dispersent pas ($k_1^2 \alpha k_2$ et $k_1 (\alpha k_2)^2$, respectivement) et, encore une fois, par la probabilité que les trois gènes soient i.p.d. (f_{IJK}). Finalement, avec probabilité 1/8, les trois gènes tirés sont d'origine paternelle et on procède de la même façon.

En simplifiant, on obtient

$$\begin{aligned} f_{I'J'K'} &= \frac{1}{16N^2} [1 + 3F_I + 6\alpha k_1 k_2 (f_{IJ} + \delta_{IJ})] \\ &\quad + \frac{3}{4N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(\frac{k_1 + \alpha k_2}{2}\right) \left[\left(\frac{k_1 + \alpha k_2}{2}\right) (f_{IJ} + \delta_{IJ}) + 2\alpha k_1 k_2 f_{IJK}\right] \\ &\quad + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) \left(\frac{k_1 + \alpha k_2}{2}\right)^3 f_{IJK}. \end{aligned} \tag{2.1.5}$$

À l'équilibre, on doit résoudre le système d'équations suivant :

$$\begin{aligned}
 F_I &= k_1 k_2 \alpha f_{IJ}, \\
 f_{IJ} &= \frac{1}{4N} (1 + F_I + 2\alpha k_1 k_2 f_{IJ}) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(\frac{k_1 + \alpha k_2}{2}\right)^2 f_{IJ}, \\
 \delta_{IJ} &= \frac{1}{2N} \alpha k_1 k_2 (f_{IJ} + \delta_{IJ}) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \alpha k_1 k_2 \frac{k_1 + \alpha k_2}{2} f_{IJK}, \\
 \gamma_{IJ} &= \frac{1}{2N} \left[1 + F_I - \alpha k_1 k_2 \left(f_{IJ} + \delta_{IJ} - \frac{1}{2} \gamma_{IJ} \right) \right] \\
 &\quad + 2 \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{k_1 + \alpha k_2}{2} \left[\frac{k_1 + \alpha k_2}{2} f_{IJ} - \alpha k_1 k_2 f_{IJK} \right], \\
 f_{IJK} &= \frac{1}{16N^2} [1 + 3F_I + 6\alpha k_1 k_2 (f_{IJ} + \delta_{IJ})] \\
 &\quad + \frac{3}{4N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(\frac{k_1 + \alpha k_2}{2}\right) \left[\left(\frac{k_1 + \alpha k_2}{2}\right) (f_{IJ} + \delta_{IJ}) + 2\alpha k_1 k_2 f_{IJK} \right] \\
 &\quad + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) \left(\frac{k_1 + \alpha k_2}{2}\right)^3 f_{IJK}.
 \end{aligned}$$

Afin de résoudre ce système d'équations linéaire, nous avons utiliser *Mathematica*. Les résultats obtenus ont permis de calculer f_{IJ}/f_{II} , δ_{IJ}/δ_{II} , γ_{IJ}/γ_{II} et d'obtenir les figures 2.2, 2.3. Nous présentons seulement le cas où $N=1$ et $N=2$, car pour un N plus grand, les courbes deviennent pratiquement indiscernables.

2.2. MODÈLE DE DISPERSION APRÈS ACCOUPLEMENT

Considérons maintenant un modèle dans lequel les mâles s'accouplent avec une femelle provenant de la même colonie avec probabilité α ou migrent, de façon uniforme, pour s'accoupler avec une femelle d'une colonie choisie au hasard avec probabilité complémentaire $1 - \alpha$. Par la suite, les couples formés peuvent migrer vers une colonie choisie au hasard avec probabilité d . On considère les individus I , J et K juste avant l'accouplement (figure 2.4). Nous utiliserons, comme à la section précédente, la notation $k = 1 - d$.

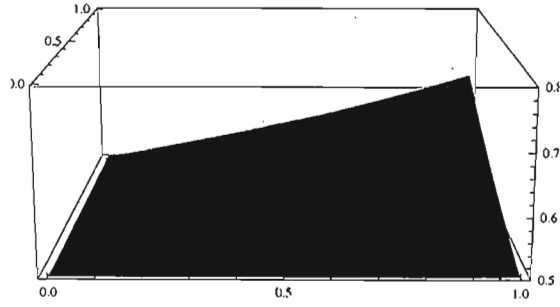


FIG. 2.2. Graphique de f_{IJ}/f_{II} (rouge), δ_{IJ}/δ_{II} (vert) et γ_{IJ}/γ_{II} (bleu) pour $N = 1$ et $\alpha = 0.5$

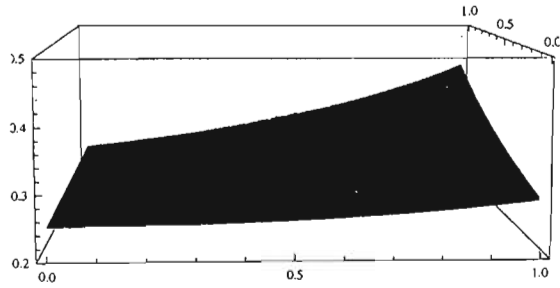


FIG. 2.3. Graphique de f_{IJ}/f_{II} (rouge), δ_{IJ}/δ_{II} (vert) et γ_{IJ}/γ_{II} (bleu) pour $N = 2$ et $\alpha = 0.5$

On obtient alors l'équation

$$F_I = \alpha f_{II}, \quad (2.2.1)$$

pour la probabilité que les deux gènes d'un individu soient i.p.d. En effet, il faut que les deux parents de l'individu proviennent de la même colonie, et par conséquent, que le père s'accouple avec une femelle provenant de la même colonie (probabilité α). De plus, le gène hérité de la mère doit être i.p.d. au gène provenant du père (probabilité

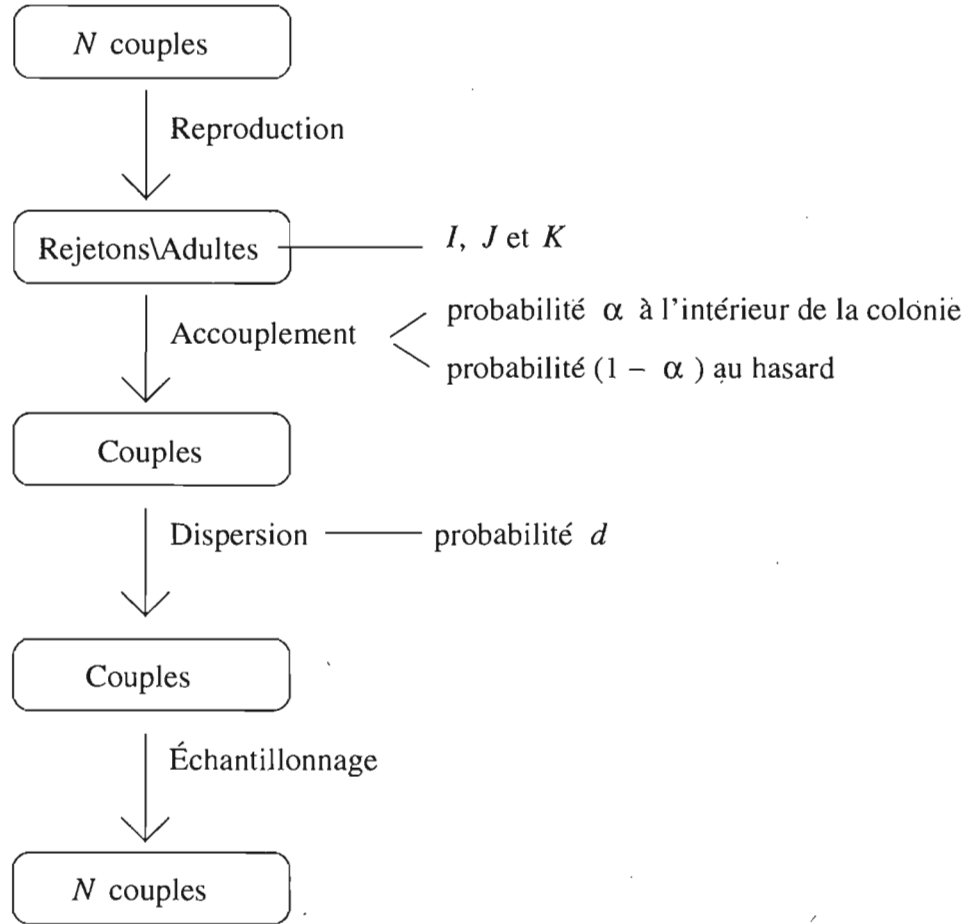


FIG. 2.4. Modèle de dispersion après accouplement

f_{IJ}).

Par ailleurs, on a obtenu, à la section précédente, l'équation

$$f_{IJ} = \frac{1}{N} \left(\frac{1}{4} + \frac{1}{4}F_I + \frac{1}{2}f_{PM} \right) + \left(1 - \frac{1}{N} \right) f_{C_1C_2},$$

pour la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez un autre individu. Cette équation étant d'ordre général, c'est-à-dire qu'elle ne dépend pas du modèle d'accouplement, on l'utilisera à nouveau dans la présente section et il en sera de même pour toutes les équations générales de la section précédente. Contrairement à la section précédente, on trouve que

$$f_{PM} = \alpha f_{IJ},$$

pour la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez le père soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez la mère. En effet, comme on considère un modèle à une infinité de colonies, les deux parents doivent nécessairement provenir de la même colonie (probabilité α) pour que la probabilité d'identité par descendance soit non-nulle. On considère alors la probabilité qu'un gène tiré au hasard chez un individu soit i.p.d. à un gène tiré au hasard chez un autre individu d'une même colonie (f_{IJ}). De plus, on a

$$\begin{aligned} f_{C_1C_2} &= k^2 \left(\frac{1}{4} f_{IJ} + \frac{1}{2} \alpha f_{IJ} + \frac{1}{4} \alpha^2 f_{IJ} \right) \\ &= \frac{k^2}{4} (1 + \alpha)^2 f_{IJ}, \end{aligned}$$

pour la probabilité qu'un gène tiré au hasard chez un couple de parents soit i.p.d. à un gène tiré au hasard chez un autre couple de parents. Dans ce cas, ce sont les deux couples de parents qui ne doivent pas avoir dispersé (k^2). Dans ce cas, les deux gènes tirés sont d'origine maternelle avec probabilité 1/4 et les deux mères proviennent nécessairement de la même colonie puisque ce sont seulement les mâles qui peuvent disperser avant l'accouplement. Ainsi, on doit calculer la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez un autre individu de la même colonie (f_{IJ}). Ensuite, les deux gènes tirés proviennent de parents de sexe différent, c'est-à-dire que l'un provient du père de l'un des couples et l'autre de la mère de l'autre couple, avec probabilité 1/2. Dans ce cas, le père doit provenir de la même colonie que la mère pour que la probabilité d'identité par descendance soit non nulle. On cherche alors la probabilité que le père n'ait pas migré avant de s'accoupler, c'est-à-dire qu'il se soit accouplé à l'intérieur de la colonie (probabilité α). Ainsi, il nous reste simplement à multiplier par la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez un autre individu de la même colonie (f_{IJ}). Finalement, les deux gènes tirés sont d'origine paternelle avec probabilité 1/4 et les deux pères proviennent de la même colonie seulement s'ils n'ont pas dispersé (probabilité α^2) et on multiplie par f_{IJ} . Après simplification, on trouve

$$f_{I'J'} = \frac{1}{4N} (1 + F_I + 2\alpha f_{IJ}) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{k^2}{4} f_{IJ} (1 + \alpha)^2. \quad (2.2.2)$$

On avait également obtenu, à la section précédente,

$$\delta_{I'J'} = \frac{1}{N} \left(\frac{1}{2} f_{PM} + \frac{1}{2} \delta_{PM} \right) + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(\frac{1}{2} f_{P_1 M_1 M_2} + \frac{1}{2} f_{P_1 M_1 P_2} \right).$$

Toutefois, lorsqu'il y a dispersion avant accouplement, on trouve

$$\delta_{PM} = \alpha \delta_{IJ},$$

pour la probabilité qu'un gène tiré au hasard chez la mère soit i.p.d. à un gène tiré au hasard chez le père. En effet, les deux parents proviennent de la même colonie avec probabilité α puisque lorsqu'il y a dispersion, les deux parents dispersent. On considère alors la probabilité qu'un gène tiré au hasard chez un individu soit i.p.d. aux deux gènes d'un autre individu de la même colonie (δ_{IJ}). On trouve également

$$f_{P_1 M_1 M_2} = k^2 \alpha f_{IJK}$$

et

$$f_{P_1 M_1 P_2} = k^2 \alpha^2 f_{IJK},$$

pour la probabilité qu'un gène tiré au hasard chez la mère (respectivement chez le père) d'un des couples de parents soit i.p.d. à un gène tiré au hasard chez la mère (respectivement chez le père) de l'autre couple de parents. En effet, les trois individus doivent nécessairement provenir de la même colonie. Ainsi, pour la première équation, l'accouplement du couple P_1 et M_1 doit avoir eu lieu à l'intérieur de la colonie (probabilité α) et les deux couples ne doivent pas avoir dispersé (probabilité k^2). On calcule alors la probabilité qu'un gène tiré au hasard chez un individu soit i.p.d. à un gène tiré au hasard chez un autre individu et i.p.d. à un gène tiré au hasard chez un troisième individu de la même colonie (f_{IJK}). On procède de la même façon pour la seconde équation toutefois, dans ce cas, l'accouplement des deux couples de parents doit avoir eu lieu à l'intérieur de la colonie afin de s'assurer que les deux pères proviennent de la même colonie.

Finalement, on obtient

$$\delta_{IJ} = \frac{\alpha}{2N} (f_{IJ} + \delta_{IJ}) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{k^2}{2} \alpha (1 + \alpha) f_{IJK}. \quad (2.2.3)$$

Pour la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu soit i.p.d. à un et un seul d'un autre individu de la même colonie, on avait obtenu

$$\gamma_{IJ} = \frac{1}{N} \left[\frac{1}{2} (1 - f_{PM}) + \frac{1}{2} \left(F_I - \delta_{PM} + \frac{1}{2} \gamma_{PM} \right) \right] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left[\frac{1}{2} (\xi_{M_1 P_1 M_2} + \xi_{P_1 M_1 M_2}) + \frac{1}{2} (\xi_{M_1 P_1 P_2} + \xi_{P_1 M_1 P_2}) \right].$$

On trouve maintenant,

$$\gamma_{PM} = \gamma_{MP} = \alpha \gamma_{IJ},$$

puisque pour avoir identité par descendance, les deux parents doivent provenir de la même colonie. Par conséquent, l'accouplement doit avoir eu lieu à l'intérieur de la colonie (probabilité α). De plus, on trouve

$$\xi_{M_1 P_1 M_2} = k^2 [\alpha (f_{IJ} - f_{IJK})],$$

pour la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez la mère d'un des deux couples de parents soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez le père de l'autre couple de parents mais non i.p.d. à un gène choisi au hasard chez la mère. En effet, la mère du premier couple de parents et le père du second couple doivent provenir de la même colonie pour que la probabilité qu'ils aient un gène i.p.d. soit non nulle. Ainsi, la mère ne doit pas avoir dispersé (probabilité k) et le père doit s'être accouplé avec une femelle de la même colonie (probabilité α) et ne doit pas avoir dispersé par la suite (probabilité k). Par conséquent, la mère du second couple provient également de la même colonie puisque le père n'a pas dispersé. Ainsi, on cherche la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu soit i.p.d. à un gène tiré au hasard chez un autre individu mais non i.p.d. à celui d'un autre individu provenant de la même colonie (probabilité

$f_{IJ} - f_{IJK}$). En procédant de la même façon, on obtient

$$\xi_{P_1 M_1 M_2} = k^2[(1 - \alpha)f_{IJ} + \alpha(f_{IJ} - f_{IJK})]$$

$$\xi_{M_1 P_1 P_2} = k^2\alpha^2(f_{IJ} - f_{IJK})$$

et,

$$\xi_{P_1 M_1 P_2} = k^2\alpha[(1 - \alpha)f_{IJ} + \alpha(f_{IJ} - f_{IJK})].$$

Ainsi, après simplification, on trouve

$$\begin{aligned} \gamma_{I'J'} = \frac{1}{2N} \left[1 + F_I - \alpha \left(f_{IJ} + \delta_{IJ} - \frac{1}{2}\gamma_{IJ} \right) \right] \\ + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \frac{k^2}{2} (1 + \alpha) [(1 + \alpha)f_{IJ} - 2\alpha f_{IJK}]. \end{aligned} \quad (2.2.4)$$

Finalement, on avait obtenu

$$\begin{aligned} f_{I'J'K'} = \frac{1}{N^2} \left[\frac{1}{16} + \frac{3}{16}F_I + \frac{3}{8}f_{PM} + \frac{3}{8}\delta_{PM} \right] \\ + \frac{3}{N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left[\frac{1}{4}f_{C_1C_2} + \frac{1}{4}\delta_{C_1C_2} + \frac{1}{4}(f_{P_1M_1P_2} + f_{P_1M_1M_2}) \right] \\ + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) f_{C_1C_2C_3}, \end{aligned}$$

pour la probabilité qu'un gène tiré au hasard chez un individu soit i.p.d. à un gène tiré au hasard chez un autre individu et i.p.d. à un gène tiré au hasard chez un troisième individu de la même colonie. On trouve, d'abord,

$$\begin{aligned} \delta_{C_1C_2} &= k^2 \left[\frac{1}{4}\delta_{IJ} + \frac{1}{2}\alpha\delta_{IJ} + \frac{1}{4}\alpha^2\delta_{IJ} \right] \\ &= k^2 \left(\frac{1 + \alpha}{2} \right)^2 \delta_{IJ}, \end{aligned}$$

pour la probabilité qu'un gène tiré au hasard chez l'un des couples de parent soit i.p.d. aux deux gènes d'un parent choisi hasard chez l'autre couple. En effet, les deux couples de parents ne doivent pas avoir dispersé (probabilité k^2) et, dans ce cas, les deux parents tirés sont de sexe féminin avec probabilité 1/4 et comme les deux mères n'ont pas dispersé, elles proviennent nécessairement de la même colonie. On cherche alors la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu soit i.p.d. aux deux gènes d'un

autre individu provenant de la même colonie (δ_{IJ}). Ensuite, les deux parents tirés sont de sexe différent avec probabilité $1/2$. Dans ce cas, ils proviennent de la même colonie si le parent de sexe masculin s'est accouplé avec une femelle provenant de la même colonie (probabilité α) et on cherche alors la probabilité δ_{IJ} , tel que précédemment. Finalement, les deux individus tirés sont de sexe masculin avec probabilité $1/4$ et ils proviennent de la même colonie seulement s'ils se sont accouplés à l'intérieur de la colonie et on cherche donc la probabilité δ_{IJ} . On trouve également

$$f_{C_1C_2C_3} = k^3 \left[\frac{1}{8} f_{IJK} + \frac{3}{8} \alpha f_{IJK} + \frac{3}{8} \alpha^2 f_{IJK} + \frac{1}{8} \alpha^3 f_{IJK} \right],$$

pour la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un couple de parents soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez un autre couple de parent et i.p.d. à un gène choisi au hasard chez un troisième couple de parents. Encore une fois, les trois couples ne doivent pas avoir dispersé (probabilité k^3) pour qu'il puisse y avoir identité par descendance. Ainsi, les trois gènes tirés sont d'origine maternelle avec probabilité $1/8$. Comme les trois mères proviennent de la même colonie, on cherche la probabilité qu'un gène tiré au hasard chez un individu soit i.p.d. à un gène tiré au hasard chez un autre individu et i.p.d. à gène tiré au hasard chez un troisième individu provenant de la même colonie (f_{IJK}). De plus, exactement deux des trois parents tirés sont de sexe féminin avec probabilité $3/8$. Dans ce cas, l'individu de sexe masculin provient de la même colonie que les deux mères à condition qu'il se soit accouplé avec une femelle de la même colonie (probabilité α) et on cherche alors la probabilité f_{IJK} . De la même façon, exactement deux des trois gènes tirés sont d'origine paternelle avec probabilité $3/8$. Dans ce cas, les deux pères doivent s'être accouplés à l'intérieur de la colonie (probabilité α^2) et on cherche, encore une fois, la probabilité f_{IJK} . Finalement, les trois parents tirés sont de sexe masculin avec probabilité $1/8$ et les trois pères doivent alors s'être accouplés avec une femelle de la même colonie (probabilité α^3) et on multiplie par la probabilité f_{IJK} .

En simplifiant, on obtient

$$\begin{aligned}
 f_{I'J'K'} &= \frac{1}{16N^2} [1 + 3F_I + 6\alpha(f_{IJ} + \delta_{IJ})] \\
 &+ \frac{3}{4N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{(1-d)^2}{4} (1+\alpha) [(1+\alpha)(f_{IJ} + \delta_{IJ}) + 4\alpha f_{IJK}] \\
 &+ \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) \frac{(1-d)^3}{8} (1+\alpha)^3 f_{IJK}.
 \end{aligned} \tag{2.2.5}$$

À l'équilibre, on obtient le système donc d'équations suivant :

$$\begin{aligned}
 F_I &= \alpha f_{IJ}, \\
 f_{IJ} &= \frac{1}{4N} (1 + F_I + 2\alpha f_{IJ}) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{k^2}{4} f_{IJ} (1+\alpha)^2, \\
 \delta_{IJ} &= \frac{\alpha}{2N} (f_{IJ} + \delta_{IJ}) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{k^2}{2} \alpha (1+\alpha) f_{IJK} \\
 \gamma_{IJ} &= \frac{1}{2N} \left[1 - F_I - \alpha \left(f_{IJ} + \delta_{IJ} - \frac{1}{2}\gamma_{IJ}\right)\right], \\
 &+ \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{k^2}{2} (1+\alpha) [(1+\alpha)f_{IJ} - 2\alpha f_{IJK}] \\
 f_{IJK} &= \frac{1}{16N^2} [1 + 3F_I + 6\alpha(f_{IJ} + \delta_{IJ})] \\
 &+ \frac{3}{4N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{k^2}{4} (1+\alpha) [(1+\alpha)(f_{IJ} + \delta_{IJ}) + 4\alpha f_{IJK}] \\
 &+ \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) \frac{k^3}{8} (1+\alpha)^3 f_{IJK}.
 \end{aligned}$$

Encore une fois, nous résolvons le système avec *Mathematica*, ce qui nous permet d'obtenir les figures 2.5, 2.6. Encore une fois, nous présentons seulement le cas où $N=2$ et $N=3$, car pour un N plus grand, les courbes deviennent pratiquement indiscernables.

2.3. MODÈLE AVEC POSSIBILITÉ D'EXTINCTION DE LA POPULATION

Nous allons maintenant considérer un modèle de dispersion avant accouplement mais avec possibilité d'extinction de la population. Ainsi, lors de la reproduction, tous les individus de la colonie mourront avec probabilité m et la colonie sera alors repeuplée par des jeunes provenant de l'ensemble de la population. Par conséquent, la probabilité d'identité par descendance entre deux individus de la colonie sera nulle

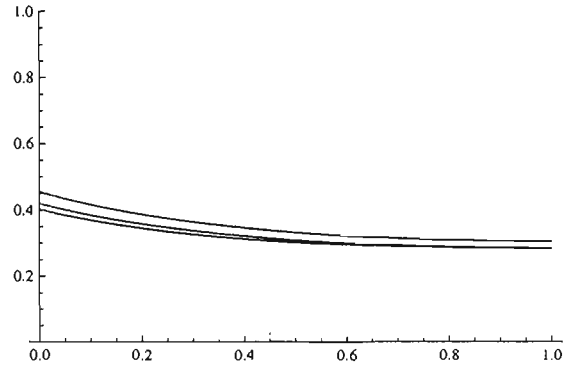


FIG. 2.5. Graphique de f_{II}/f_{II} (rouge), δ_{II}/δ_{II} (vert) et γ_{II}/γ_{II} (bleu) pour $N = 2$ et $\alpha = 0.5$

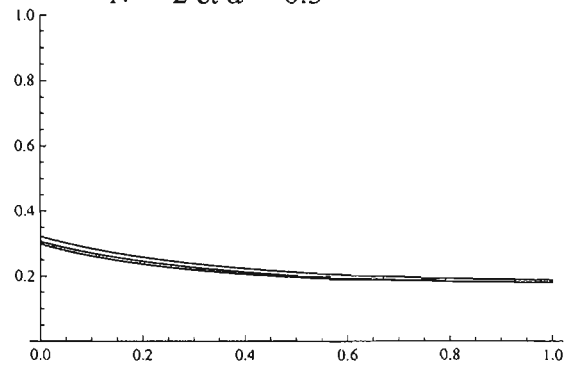


FIG. 2.6. Graphique de f_{II}/f_{II} (rouge), δ_{II}/δ_{II} (vert) et γ_{II}/γ_{II} (bleu) pour $N = 3$ et $\alpha = 0.5$

après la recolonisation (figure 2.7). En somme, ce modèle ressemble au modèle de dispersion avant accouplement mais, dans ce cas-ci, la probabilité de dispersion des mâles est la même que celle des femelles ($d_1 = d_2 = d$) et la probabilité d'accouplement à l'intérieur de la colonie est certaine ($\alpha = 1$). Afin de simplifier les équations, nous utiliserons la notation $k = 1 - d$.

Tout d'abord, remarquons que dans le cas où il n'y a pas d'extinction (probabilité $1 - m$), on retrouve les mêmes équations que dans le modèle de dispersion avant accouplement mais avec $k_1 = k_2 = k$ et $\alpha = 1$. Par conséquent, il nous reste uniquement

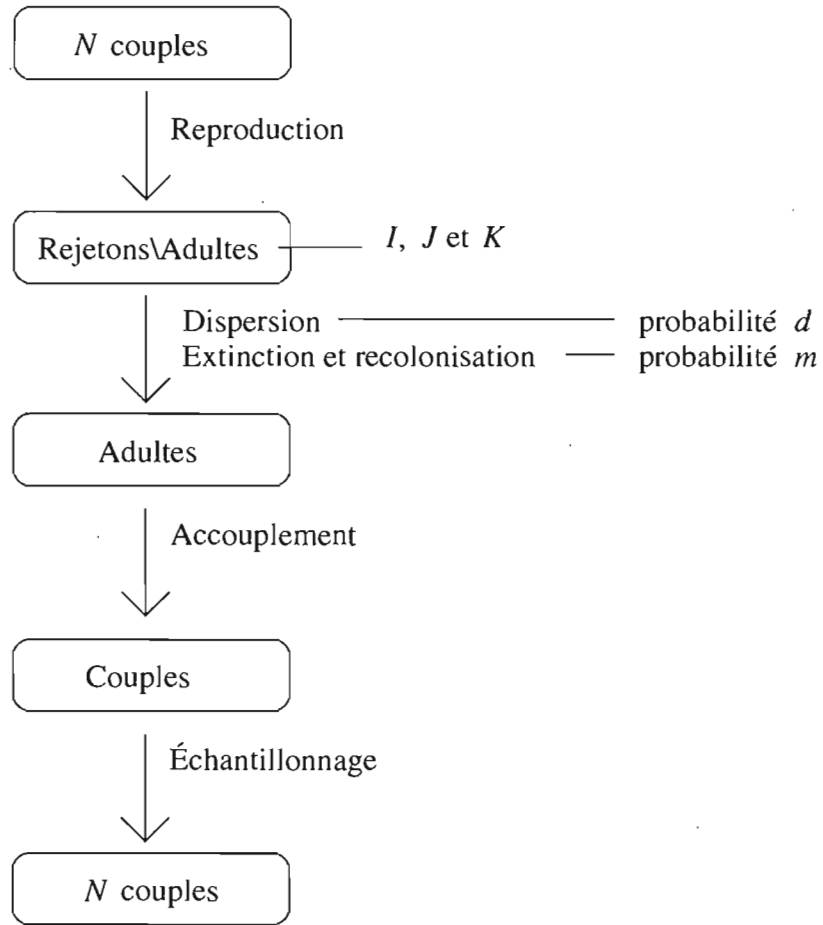


FIG. 2.7. Modèle avec possibilité d'extinction

à vérifier ce qu'il se passe lorsqu'il y a extinction de la population. On trouve alors :

$$F'_I = (1 - m)k^2 f_{IJ}, \quad (2.3.1)$$

$$\begin{aligned} f'_{IJ} &= (1 - m) \left[\frac{1}{4N} (1 + F_I + 2f_{IJ}) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) k^2 f_{IJ} \right] + m \left[\frac{1}{2N} (1 + F_I) \right] \\ &= \frac{1}{4N} [1 + F_I] + (1 - m) \left(1 - \frac{1}{2N}\right) k^2 f_{IJ}, \end{aligned} \quad (2.3.2)$$

$$\delta'_{IJ} = (1 - m) \left[\frac{1}{2N} k^2 (f_{IJ} + \delta_{IJ}) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) k^3 f_{IJK} \right], \quad (2.3.3)$$

$$\gamma_{IJ} = (1-m) \left[\frac{1}{2N} \left(1 + F_I - k^2 \left(f_{IJ} + \delta_{IJ} - \frac{1}{2} \gamma_{IJ} \right) \right) + 2 \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 (f_{IJ} - k f_{IJK}) \right] \quad (2.3.4)$$

$$\begin{aligned} & + m \left[\frac{1}{2N} (1 + F_I) \right] \\ & = \frac{1}{2N} [1 + F_I] + (1-m) \left[\frac{k^2}{2N} \left(\frac{1}{2} \gamma_{IJ} - f_{IJ} - \delta_{IJ} \right) + 2k^2 \left(1 - \frac{1}{N} \right) (f_{IJ} - k f_{IJK}) \right] \end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned} f_{IJ} &= (1-m) \left[\frac{1}{16N^2} \left(1 + 3F_I + 6k^2 (f_{IJ} + \delta_{IJ}) \right) \right. \\ & \quad + \frac{3}{4N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 (f_{IJ} + \delta_{IJ} + 2k f_{IJK}) \\ & \quad + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) k^3 f_{IJK} \left. \right] + m \left[\frac{1}{16N^2} (1 + 3F_I) \right] \\ &= \frac{1 + 3F_I}{16N^2} + (1-m) \left[\frac{3k^2}{8N^2} (f_{IJ} + \delta_{IJ}) + \frac{3k^2}{4N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) (f_{IJ} + \delta_{IJ} + 2k f_{IJK}) \right. \\ & \quad + \left. \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) k^3 f_{IJK} \right]. \end{aligned} \quad (2.3.5)$$

À l'équilibre, on doit résoudre le système d'équations suivant :

$$\begin{aligned} F_I &= (1-m)k^2 f_{IJ}, \\ f_{IJ} &= \frac{1 + F_I}{4N} + (1-m) \left(1 - \frac{1}{2N} \right) k^2 f_{IJ}, \\ \delta_{IJ} &= (1-m) \left[\frac{k^2}{2N} (f_{IJ} + \delta_{IJ}) + \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^3 f_{IJK} \right], \\ \gamma_{IJ} &= \frac{1 + F_I}{2N} + (1-m) \left[\frac{k^2}{2N} \left(\frac{1}{2} \gamma_{IJ} - f_{IJ} - \delta_{IJ} \right) + 2k^2 \left(1 - \frac{1}{N} \right) (f_{IJ} - k f_{IJK}) \right], \\ f_{IJK} &= \frac{1 + 3F_I}{16N^2} + (1-m) \left[\frac{3k^2}{8N^2} (f_{IJ} + \delta_{IJ}) + \frac{3k^2}{4N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) (f_{IJ} + \delta_{IJ} + 2k f_{IJK}) \right. \\ & \quad + \left. \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) k^3 f_{IJK} \right]. \end{aligned}$$

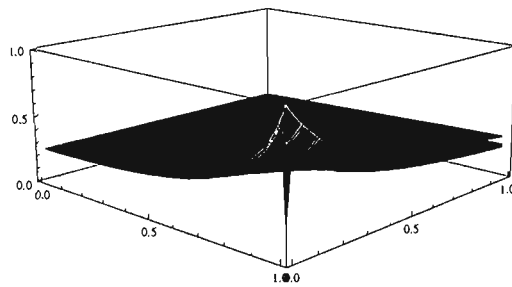


FIG. 2.8. Graphique de f_{IJ}/f_{II} (rouge), δ_{IJ}/δ_{II} (vert) et γ_{IJ}/γ_{II} (bleu) pour $N = 2$

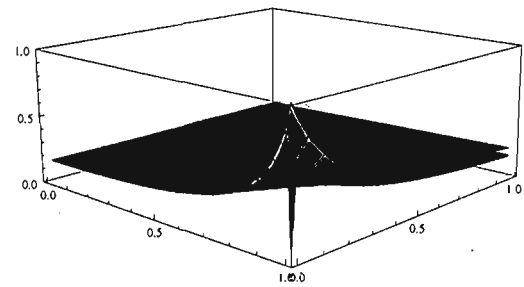


FIG. 2.9. Graphique de f_{IJ}/f_{II} (rouge), δ_{IJ}/δ_{II} (vert) et γ_{IJ}/γ_{II} (bleu) pour $N = 3$

En résolvant le système à l'aide de *mathematica*, on obtient les figures 2.11, 2.12. Nous présentons seulement le cas où $N=2$ et $N=3$, car pour un N plus grand, les courbes deviennent pratiquement indiscernables.

2.4. MODÈLE DE DISPERSION DES GAMÈTES AVANT LEUR UNION

Finalement, considérons un modèle où chaque individu produit une infinité de gamètes qui peuvent se disperser avant de s'unir, avec probabilité d_1 et d_2 , respectivement, pour les gamètes femelles et mâles. Afin d'alléger les équations, nous utiliserons la notation $k_1 = 1 - d_1$ et $k_2 = 1 - d_2$ pour la probabilité de ne pas disperser. Dans ce modèle, il y aura également une infinité de colonies. Toutefois, chaque colonie sera formé de N individus plutôt que de N couples comme c'était le cas dans les modèles avec accouplement. Par conséquent, on considère les individus I , J et K après la dispersion des gamètes (figure 2.10). Remarquons qu'ici, nous ne pourrions utiliser les formules générales des sections précédentes puisque, par exemple, dans le modèle avec union de gamètes, les deux gamètes formant un individu peuvent provenir d'un même parent tandis que dans le modèle avec accouplement, chacun des gamètes provient d'un parent du couple.

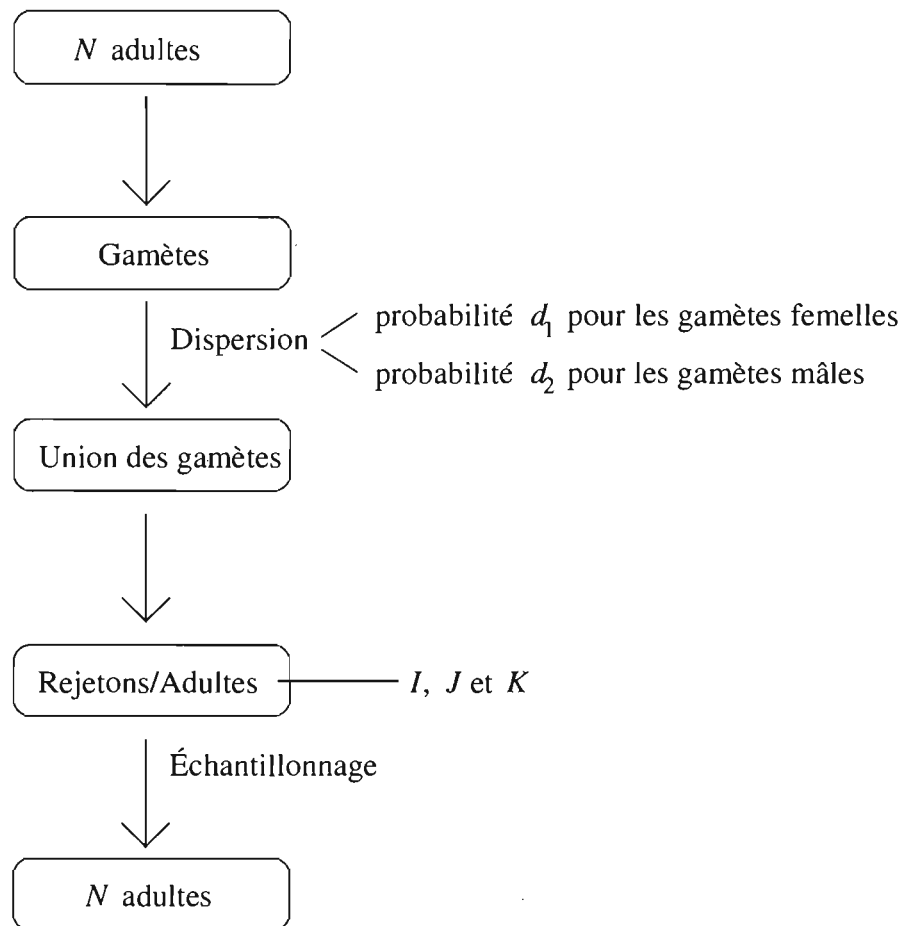


FIG. 2.10. Modèle de dispersion des gamètes avant leur union

On obtient d'abord,

$$F_{I'} = \frac{1}{N} k_1 k_2 \left[\frac{1}{2} + \frac{1}{2} F_I \right] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) k_1 k_2 f_{IJ}, \quad (2.4.1)$$

pour la probabilité que les deux gènes homologues d'un individu soient i.p.d. En effet, les deux gènes de l'individu proviennent du même parent avec probabilité $1/N$ et doivent donc provenir de la même colonie, c'est-à-dire que le gamète femelle et le gamète mâle formant l'individu ne doivent pas avoir dispersé (probabilité $k_1 k_2$). Ainsi, les deux gènes de l'individu sont des copies du même gène de son parent avec probabilité $1/2$ et ils sont donc i.p.d. Par ailleurs, ils sont des copies de gènes différents avec probabilité $1/2$ et ils sont donc i.p.d. si les deux gènes du parent le sont (probabilité F_I). Aussi, les deux gènes de l'individu proviennent de parents différents avec probabilité $(1 - 1/N)$. Dans ce cas, les deux gamètes portant les gènes doivent provenir de la même colonie (probabilité $k_1 k_2$) pour qu'il puisse y avoir identité par descendance

puisqu'on considère un modèle à une infinité de colonies. Par conséquent, on cherche la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez l'un des parents soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez l'autre parent provenant de la même colonie (probabilité f_{IJ}).

On trouve aussi

$$f_{I'J'} = \frac{1}{N} \left(\frac{k_1 + k_2}{2} \right)^2 \left[\frac{1}{2} + \frac{1}{2} F_I \right] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(\frac{k_1 + k_2}{2} \right)^2 f_{IJ}, \quad (2.4.2)$$

pour la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez un autre individu de la même colonie. Cette équation est très semblable à l'équation (2.4.1) puisque, dans les deux cas, on calcule la probabilité que le gène porté par un gamète choisi au hasard soit i.p.d. au gène porté par un autre gamète choisi au hasard. La seule différence réside dans le sexe des gamètes puisque dans l'équation (2.4.1), on aura nécessairement un gamète femelle et un gamète mâle puisqu'on considère les deux gamètes d'un individu. Toutefois, dans l'équation (2.4.2), le sexe des gamètes est aléatoire puisqu'on choisit un gamète au hasard chez deux individus distincts. Par conséquent, le gamète tiré est un gamète femelle avec probabilité $1/2$ et mâle avec la même probabilité. Ainsi, la probabilité que les deux gamètes ne dispersent pas devient $(k_1 + k_2)^2 / 4$.

Ensuite, on trouve

$$\begin{aligned} \delta_{I'J'} = & \frac{1}{N^2} k_1 k_2 \frac{k_1 + k_2}{2} \left[\frac{1}{4} + \frac{3}{4} F_I \right] + \frac{3}{N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) k_1 k_2 \frac{k_1 + k_2}{2} \left[\frac{1}{2} f_{IJ} + \frac{1}{2} \delta_{IJ} \right] \\ & + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) k_1 k_2 \frac{k_1 + k_2}{2} f_{IJK}, \end{aligned} \quad (2.4.3)$$

pour la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu soit i.p.d. aux deux gènes d'un autre individu choisi au hasard. En effet, les trois gènes proviennent du même parent avec probabilité $1/N^2 k_1 k_2 (k_1 + k_2) / 2$ puisque le gamète femelle et le gamète mâle de l'individu I' de même que le gamète choisi au hasard chez J' doivent provenir de la même colonie pour avoir le même parent. Par conséquent, les trois gamètes sont des copies du même gène de leur parent avec probabilité $1/4$ et ils sont donc i.p.d. Par ailleurs, ils ne sont pas tous des copies du même gène avec probabilité complémentaire et sont donc i.p.d. seulement si les deux gènes du parent sont

i.p.d. (probabilité F_I). Ensuite, deux des trois gènes proviennent du même parent tandis que l'autre provient d'un autre parent de la même colonie avec probabilité $(3/N)(1 - 1/N)k_1k_2(k_1 + k_2)/2$. Dans ce cas, les deux gènes provenant du même parent sont des copies du même gène avec probabilité $1/2$ et ils sont alors i.p.d. au gène provenant de l'autre parent avec probabilité f_{IJ} . De plus, avec probabilité $1/2$, les deux gènes provenant du même parent sont des copies de gènes différents et ils sont donc i.p.d. entre eux et avec le gène provenant de l'autre parent avec probabilité δ_{IJ} . Finalement, les trois gènes proviennent de parents différents mais provenant de la même colonie avec probabilité $(1 - 1/N)(1 - 2/N)k_1k_2(k_1 + k_2)/2$. Dans ce cas, on cherche la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez un autre individu et i.p.d. à un gène choisi au hasard chez un troisième individu de la même colonie (probabilité f_{IJK}).

On trouve également

$$\begin{aligned} \gamma_{I'J'} = & \frac{1}{N^2}k_1k_2\frac{k_1+k_2}{2}\frac{1}{2}(1-F_I) + \frac{1}{N}\left(1-\frac{1}{N}\right)k_1k_2\frac{k_1+k_2}{2}\gamma_{IJ} \\ & + \frac{1}{N}\left(1-\frac{1}{N}\right)k_1\frac{k_1+k_2}{2}\left[(1-k_2)\left(\frac{1}{2}+\frac{1}{2}F_I\right) \right. \\ & \left. + k_2\left(\frac{1}{2}(1-f_{IJ}) + \frac{1}{2}\left(F_I - \delta_{IJ} + \frac{1}{2}\gamma_{IJ}\right)\right)\right] \\ & + \frac{1}{N}\left(1-\frac{1}{N}\right)k_2\frac{k_1+k_2}{2}\left[(1-k_1)\left(\frac{1}{2}+\frac{1}{2}F_I\right) \right. \\ & \left. + k_1\left(\frac{1}{2}(1-f_{IJ}) + \frac{1}{2}\left(F_I - \delta_{IJ} + \frac{1}{2}\gamma_{IJ}\right)\right)\right] \\ & + \left(1-\frac{1}{N}\right)\left(1-\frac{2}{N}\right)\left(\frac{k_1+k_2}{2}\right)^2\left[\left(1-\frac{k_1+k_2}{2}\right)f_{IJ} + \frac{k_1+k_2}{2}(f_{IJ}-f_{IJK})\right], \end{aligned}$$

pour la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu soit i.p.d. à un et un seul gène d'un autre individu choisi au hasard. Tout d'abord, les trois gènes proviennent du même individu avec probabilité $(1/N^2)k_1k_2(k_1 + k_2)/2$ (pour les mêmes raisons que précédemment). Dans ce cas, le gène provenant de l'individu I' et un des gènes de I' sont des copies du même gène tandis que l'autre gène de I' est une copie de l'autre gène du parent avec probabilité $1/2$. Par conséquent, le gène de J' est i.p.d. à un et un seul gène de I' si les deux gènes du parents ne sont pas i.p.d. (probabilité $(1 - F_I)$). De plus, les

deux gènes de I' proviennent du même parent tandis que le gène de J' provient d'un autre parent de la même colonie avec probabilité $(1/N)(1 - 1/N)k_1k_2(k_1 + k_2)/2$. On cherche alors la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu soit i.p.d. à un et un seul gène d'un autre individu provenant de la même colonie (probabilité γ_{IJ}). Enfin, l'un des deux gènes de I' , disons celui se situant sur le gamète femelle, ainsi que le gène de J' provient du même parent tandis que l'autre gène de I' provient d'un parent différent avec probabilité $(1/N)(1 - 1/N)k_1k_2(k_1 + k_2)/2$. Par ailleurs, si le gamète mâle de I' disperse (probabilité $(1 - k_2)$), il est nécessairement non i.p.d. aux deux autres gènes et on cherche alors la probabilité que deux gènes provenant du même parent soient i.p.d. C'est le cas si les deux gènes sont des copies du même gène (probabilité $1/2$) ou, s'ils sont des copies de gènes différents (probabilité $1/2$), si les deux gènes du parent sont i.p.d. (probabilité F_I). Par contre, si le gamète mâle de I' ne disperse pas (probabilité k_2), on doit considérer deux cas. D'abord, si les deux gènes provenant du même parent sont des copies du même gène (probabilité $1/2$), on doit calculer la probabilité qu'un gène tiré au hasard chez ce parent ne soit pas i.p.d. à un gène tiré au hasard chez l'autre parent qui provient, dans ce cas, de la même colonie (probabilité $(1 - f_{IJ})$). De plus, si les deux gènes provenant du même parent ne sont pas des copies du même gène, avec probabilité $1/2$, on cherche la probabilité qu'ils soient tout de même i.p.d. mais non i.p.d. au gène provenant de l'autre parent (probabilité $F_I - \delta_{IJ}$) ou qu'ils ne soient pas i.p.d. entre-eux mais que l'autre gène de I' , dans ce cas celui situé sur le gamète mâle, soit i.p.d. au gène de J' (probabilité $\gamma_{IJ}/2$). On procède de la même façon pour obtenir le terme suivant mais on considère que c'est le gamète mâle de I' qui provient du même parent que le gamète de J' . Finalement, les trois gamètes proviennent de parents différents avec probabilité $(1 - 1/N)(1 - 2/N)$ et, dans ce cas, au moins un des gamètes provenant de l'individu I' ainsi que le gamète provenant de J' ne doivent pas avoir dispersé (probabilité $(k_1 + k_2)^2/4$) pour qu'il y ait i.p.d. Si l'autre gamète de I' disperse (probabilité $1 - (k_1 + k_2)/2$), alors il sera nécessairement non i.p.d. aux deux autres qui n'ont pas dispersé. Dans ce cas, on calcule la probabilité que les gènes de ces deux gamètes provenant de parents différents mais de la même colonie soient i.p.d., c'est-à-dire, la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez un autre individu provenant de

la même colonie (f_{IJ}). Toutefois, si le troisième gamète ne disperse pas (probabilité $(k_1 + k_2)/2$), on calcule la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez un autre individu mais non i.p.d. a un gène choisi au hasard chez un troisième individu provenant de la même colonie ($f_{IJ} - f_{IJK}$). Après simplification, on a

$$\begin{aligned} \gamma_{I'J'} = & \frac{1}{N^2} k_1 k_2 \frac{k_1 + k_2}{2} \left[\frac{1}{2} (1 - F_I) \right] + \frac{1}{N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) k_1 k_2 \frac{k_1 + k_2}{2} \gamma_{IJ} \\ & + \frac{1}{N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) \frac{k_1 + k_2}{2} \left[(k_1(1 - k_2) + k_2(1 - k_1)) \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2} F_I \right) \right. \\ & \left. + k_1 k_2 \left(1 - f_{IJ} + F_I - \delta_{IJ} + \frac{1}{2} \gamma_{IJ} \right) \right] \\ & + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) \left(\frac{k_1 + k_2}{2} \right)^2 \left[f_{IJ} - \frac{k_1 + k_2}{2} f_{IJK} \right]. \end{aligned} \quad (2.4.4)$$

Finalement, on trouve

$$\begin{aligned} f_{I'J'K'} = & \frac{1}{N^2} \left(\frac{k_1 + k_2}{2} \right)^3 \left[\frac{1}{4} + \frac{3}{4} F_I \right] + \frac{3}{N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(\frac{k_1 + k_2}{2} \right)^3 \left[\frac{1}{2} f_{IJ} + \frac{1}{2} \delta_{IJ} \right] \\ & + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) \left(\frac{k_1 + k_2}{2} \right)^3 f_{IJK}, \end{aligned} \quad (2.4.5)$$

pour la probabilité qu'un gène tiré au hasard chez un individu soit i.p.d. à un gène tiré au hasard chez un autre individu et i.p.d. à un gène tiré au hasard chez un troisième individu. Remarquons que cette équation est très similaire à l'équation (2.4.3). En effet, dans les deux cas, on considère trois gamètes mais dans l'équation (2.4.3), deux des trois gamètes proviennent du même individu et donc il s'agit nécessairement d'un gamète mâle et d'un gamète femelle tandis que le troisième peut être mâle ou femelle puisqu'on le choisit au hasard chez un autre individu. Par contre, dans ce cas-ci, les trois gamètes sont choisis au hasard chez trois individus distincts et ont donc autant de chance d'être mâle que femelle. Par conséquent, la probabilité que les gamètes ne dispersent pas devient $(k_1 + k_2)^3/8$ dans l'équation (2.4.5).

À l'équilibre, on doit résoudre le système d'équations suivant :

$$\begin{aligned}
F_I &= \frac{1}{2N} k_1 k_2 [1 + F_I] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) k_1 k_2 f_{IJ}, \\
f_{IJ} &= \frac{1}{2N} \left(\frac{k_1 + k_2}{2}\right)^2 [1 + F_I] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(\frac{k_1 + k_2}{2}\right)^2 f_{IJ}, \\
\delta_{IJ} &= \frac{k_1 k_2}{4N^2} k_1 k_2 \frac{k_1 + k_2}{2} [1 + 3F_I] + \frac{3}{2N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) k_1 k_2 \frac{k_1 + k_2}{2} [f_{IJ} + \delta_{IJ}] \\
&\quad + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) k_1 k_2 \frac{k_1 + k_2}{2} f_{IJK}, \\
\gamma_{IJ} &= \frac{1}{2N^2} k_1 k_2 \frac{k_1 + k_2}{2} [(1 - F_I)] + \frac{1}{N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) k_1 k_2 \frac{k_1 + k_2}{2} \gamma_{IJ} \\
&\quad + \frac{1}{2N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{k_1 + k_2}{2} \left[(k_1(1 - k_2) + k_2(1 - k_1)) (1 + F_I) \right. \\
&\quad \left. + k_1 k_2 \left(1 - f_{IJ} + F_I - \delta_{IJ} + \frac{1}{2} \gamma_{IJ}\right) \right] \\
&\quad + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) \left(\frac{k_1 + k_2}{2}\right)^2 \left[f_{IJ} - \frac{k_1 + k_2}{2} f_{IJK} \right], \\
f_{IJK} &= \frac{1}{4N^2} \left(\frac{k_1 + k_2}{2}\right)^3 [1 + 3F_I] + \frac{3}{2N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(\frac{k_1 + k_2}{2}\right)^3 [f_{IJ} + \delta_{IJ}] \\
&\quad + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) \left(\frac{k_1 + k_2}{2}\right)^3 f_{IJK}.
\end{aligned}$$

En résolvant le système d'équations, on obtient les figures 2.11, 2.12. Nous présentons seulement le cas où $N=5$ et $N=10$, car pour un N plus grand, les courbes deviennent pratiquement indiscernables.

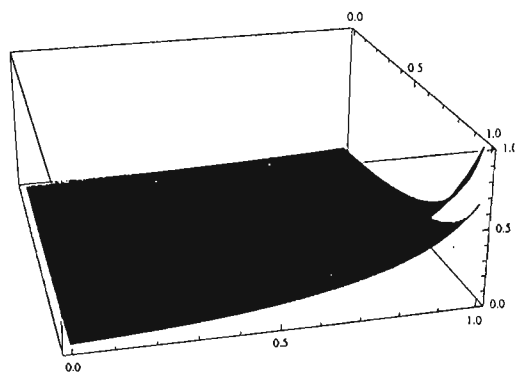


FIG. 2.11. Graphique de f_{IJ}/f_{II} (rouge), δ_{IJ}/δ_{II} (vert) et γ_{IJ}/γ_{II} (bleu) pour $N = 5$ et $\alpha = 0.5$

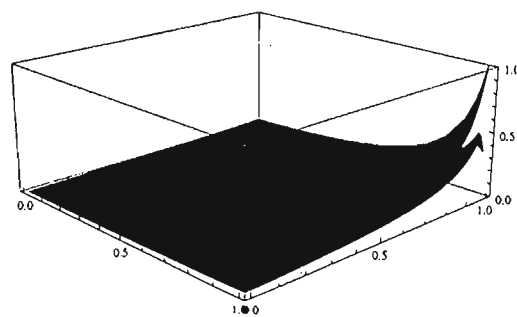


FIG. 2.12. Graphique de f_{IJ}/f_{II} (rouge), δ_{IJ}/δ_{II} (vert) et γ_{IJ}/γ_{II} (bleu) pour $N = 10$ et $\alpha = 0.5$

CONCLUSION

Ce mémoire visait à obtenir les conditions d'invasion d'un allèle mutant. Il fallait donc vérifier deux propriétés essentielles. Premièrement, lorsqu'un allèle mutant est introduit dans une population, sa fréquence est nécessairement petite et, par conséquent, pour que ce dernier subsiste dans la population, il faut éviter l'extinction de l'allèle à partir d'une fréquence initiale près de 0, ce qui veut dire que la fréquence 0 doit être un équilibre instable. De plus, pour que l'allèle finisse par envahir complètement la population, il faut se rapprocher de la fixation de l'allèle à partir d'une fréquence près de 1, ce qui veut dire que la fréquence 1 est un équilibre stable. Afin d'étudier ces deux propriétés, nous avons déduit une équation pour le taux de changement de la fréquence d'un allèle. Nous avons considéré ce taux de changement dans le cas particulier où l'allèle favorise l'altruisme. Nous avons constaté que l'extinction de l'allèle est un équilibre instable lorsque le taux de changement (la dérivée) est positif pour une fréquence initiale près de 0. Par ailleurs, la fixation de l'allèle est un équilibre stable si le taux de changement est positif pour une fréquence initiale près de 1. Nous avons également remarqué que si les approximations

$$\frac{f_{IJ}}{f_{II}} \approx \frac{\delta_{IJ}}{\delta_{II}} \approx \frac{\gamma_{IJ}}{\gamma_{II}}.$$

sont vérifiées, on obtient une seule condition pour que les deux propriétés soient respectées. Les résultats numériques obtenus au Chapitre 2 étant très concluants, nous pouvons utiliser ces approximations dans des populations diploïdes où l'accouplement a lieu avant ou après l'accouplement, dans un modèle avec probabilité d'extinction de la population et dans un modèle d'union des gamètes. Nous pouvons donc conclure

que dans tous ces types de population, un allèle introduit par mutation envahira la population si :

$$\frac{c}{b} < \frac{m \frac{f_{IJ}}{f_{II}}}{1 - (1 - m) \frac{f_{IJ}}{f_{II}}},$$

où c et b représentent respectivement le coût et le bénéfice associés à un acte altruiste et m représente la probabilité de dispersion.

BIBLIOGRAPHIE

BULMER, M.G., 1986. Sex ratio theory in geographically structured populations. *Heredity* 56, 69-73.

CROW, J.F., KIMURA, M., 1970. An introduction to population genetics theory. New-york, Harper and Row.

EWENS, W., 2004. Mathematical Population Genetics I. Theoretical Introduction. New-York, Springer-Verlag.

GILLOIS, M., 1965. Relations d'identité en génétique. *Annales de l'Institut Henri Poincaré BII*, 1-94.

HAMILTON, W.D., 1964a. The evolution of altruistic behaviour. *American Naturalist* 97, 354-356.

HAMILTON, W.D., 1964b. The genetical evolution of social behaviour I. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1-16.

HAMILTON, W.D., 1964c. The genetical evolution of social behaviour II. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 17-52.

LESSARD, S., 1990. Population genetics of sex allocation. In : Mangel, M. (Ed.), *Sex allocation end Sex Changes : Experiments and Models. Lectures on Mathematics in the Life Sciences*, vol. 22. American Mathematical Society, Providence, RI, pp. 109-126.

LESSARD, S., 1992. Relatedness and inclusive fitness with inbreeding. *Theoretical Biology* 42, 284-307.

LESSARD, S., 1997. Fisher's fundamental theorem of natural selection revisited. *Theoretical Population Biology* 52, 119-136.

LESSARD, S., 2005. Kin selection is implicated in partial sib-mating populations with constant viability differences before mating. *Genetics* 171, 407-413.

LESSARD, S. 2009. Diffusion approximations for one-locus multi-allele kin selection mutation and random drift in group structured populations : a unifying approach to selection models in population genetics, *Journal of Mathematical Biology*, DOI 10.1007/s00285-008-0248-1.

LESSARD, S., ROCHELEAU, G., 2000. Stability analysis of the partial selfing selection model. *Mathematical Biology* 40, 541-574.

LESSARD, S., ROCHELEAU, G., 2002. Change in frequency of a rare mutant allele : A general formula and applications to partial inbreeding models. *Mathematical Biology* 46, 71-94.

LESSARD, S., ROCHELEAU, G., 2004. Kin selection and coefficients of relatedness in family-structured populations with inbreeding. *Theoretical Population Biology* 66, 287-306.

MALÉCOT, G., 1948. *Les mathématiques de l'hérédité*. Paris, Masson.

ROCHELEAU, G., 2003. Effets de la consanguinité dans des modèles de sélection pour des populations structurées en famille. Ph.D. Thesis, Université de Montréal.

ROUSSET, F., BILLIARD, S. 2000. A theoretical basis for measures of kin selection in subdivided populations : finite populations and localized dispersal. *Journal of Evolutionary Biology* 13, 814-825.

TAYLOR, P.D., 1988. An inclusive fitness model for dispersal of offspring. *Journal of Theoretical Biology* 130, 363-378.

WRIGHT, S., 1922. Coefficient of inbreeding and relationship. *American Naturalist* 56, 330-338.

Annexe A

MODÈLES DE POPULATIONS HAPLO-DIPLOÏDES

Nous allons maintenant reprendre l'étude faite au chapitre 2 pour des populations haplo-diploïdes (mâles haploïdes et femelles diploïdes). Dans ce type de population, le mâle est un oeuf non-fécondé. Par conséquent, il possède un nombre haploïde de gènes puisqu'il porte uniquement le gène transmis par la mère. Ce modèle peut également être utile pour étudier un gène situé sur le chromosome X dans une population diploïde puisque, rappelons-le, le mâle porte un seul chromosome X (l'autre étant Y) tandis que la femelle en porte deux. Par conséquent, nous tenterons de vérifier graphiquement que

$$f_{IJ}/f_{II} \simeq \delta_{IJ}/\delta_{II} \simeq \gamma_{IJ}/\gamma_{II}$$

pour des populations haplo-diploïdes. Nous allons considérer uniquement les trois premiers modèles de dispersion introduits à la section 1.3 puisque le modèle avec union des gamètes est défini uniquement dans une population diploïde. Étant donné que les mâles et les femelles ne possèdent pas le même nombre de gènes en un locus donné, nous devons faire une distinction entre les mâles et les femelles lors du calcul des coefficients. On désignera les femelles par I et les mâles par J . Par conséquent, les symétries ($f_{IJ} = f_{JI}$, $\delta_{IJ} = \delta_{JI}$, etc.) observées dans les populations diploïdes ne seront pas toujours vérifiées dans les populations haplo-diploïdes. Nous allons utiliser à nouveau les situations d'identité de Gillois afin de définir les coefficients d'apparentement dans le cas d'une population haplo-diploïde. Nous ne traiterons pas le cas où les deux individus sont des femelles puisque l'on se ramène au cas d'une population diploïde.

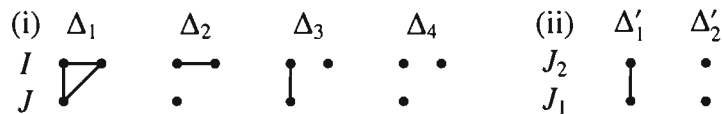


FIG. A.1. (i) Situations d'identité de Gillois entre une femelle I et un mâle J (ii) Situations d'identité de Gillois entre deux mâles J_1 et J_2

À l'aide de ces situations d'identité, on peut exprimer :

$$F_I = \Delta_1 + \Delta_2,$$

$$f_{IJ} = \Delta_1 + \frac{1}{2}\Delta_3,$$

$$\delta_{IJ} = \Delta_1,$$

$$\gamma_{IJ} = \Delta_3,$$

$$f_{J_1 J_2} = \Delta'_1.$$

Remarquons que les coefficients d'apparentement entre deux femelles peuvent être exprimés de la même façon qu'au Chapitre 2 puisque les femelles sont diploïdes.

A.1. MODÈLE DE DISPERSION AVANT ACCOUPLEMENT

Considérons maintenant le modèle de dispersion avant accouplement dans le cas où la population est haplo-diploïde. En premier lieu, on trouve

$$F'_I = \alpha k_1 k_2 f_{IJ}, \quad (\text{A.1.1})$$

puisque les deux gènes d'une femelle sont i.p.d. seulement si ses deux parents proviennent de la même colonie. Par conséquent, les deux parents ne doivent pas avoir dispersé et l'accouplement doit avoir eu lieu à l'intérieur de la colonie (probabilité $k_1 k_2 \alpha$). De plus, le gène issu de la mère doit être i.p.d. à celui issu du père (probabilité f_{IJ}). Puisque le mâle possède un seul gène au locus donné, on a pas besoin de calculer la probabilité précédente dans le cas où il s'agit d'un mâle.

Ensuite, on trouve

$$f'_{I' I'_2} = \frac{1}{N} \left[\frac{1}{4} + \frac{1}{4} \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2} F_I \right) + \frac{1}{2} f_{MP} \right] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) f_{C_1 C_2}$$

pour la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez une femelle soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez une autre femelle provenant de la même colonie. En effet, les deux femelles ont les mêmes parents avec probabilité $1/N$. Dans ce cas, les deux gènes choisis proviennent du père avec probabilité $1/4$ et sont nécessairement i.p.d. puisque, rappelons-le, le mâle possède un seul gène en un locus donné. De plus, les deux gènes proviennent de la mère avec la même probabilité $1/4$ et sont des copies du même gène avec probabilité $1/2$ (et sont donc i.p.d.) ou des copies de gènes différents avec probabilité $1/2$ également. Dans le dernier cas, les deux gènes seront i.p.d. si les deux gènes de la mère le sont (probabilité F_I). Finalement, les deux gènes proviennent de parents différents avec probabilité $1/2$ et sont i.p.d. si le gène provenant du père est i.p.d. à un gène choisi au hasard chez la mère (probabilité f_{MP}). Par ailleurs, les deux femelles proviennent de couples de parents différents avec probabilité $(1-1/N)$. Dans ce cas, les deux gènes seront i.p.d. si le gène provenant de l'un des couples de parents est i.p.d. au gène provenant de l'autre couple de parents (probabilité $f_{C_1C_2}$).

De plus, on trouve

$$f_{MP} = \alpha k_1 k_2 f_{IJ}$$

et

$$f_{C_1C_2} = \frac{1}{4} k_1^2 f_{I_1I_2} + \frac{1}{2} \alpha k_1 k_2 f_{IJ} + \frac{1}{4} \alpha^2 k_2^2 f_{J_1J_2}.$$

Après simplification, on obtient

$$f_{I_1I_2} = \frac{1}{8N} [3 + F_I + 4\alpha k_1 k_2 f_{IJ}] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left[\frac{k_1^2 f_{I_1I_2} + 2\alpha k_1 k_2 f_{IJ} + \alpha^2 k_2^2 f_{J_1J_2}}{4} \right]. \quad (\text{A.1.2})$$

Si on calcule la même probabilité en tirant les gènes chez une femelle et un mâle provenant de la même colonie, on trouve

$$f_{I'J'} = \frac{1}{N} \left[\frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2} F_I \right) + \frac{1}{2} f_{MP} \right] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) f_{C_1M_2}.$$

En effet, les deux individus proviennent du même couple de parent avec probabilité $1/N$ et le gène tiré au hasard chez la femelle provient de la mère avec probabilité $1/2$. Dans ce cas, comme le gène du mâle provient nécessairement de la mère, les deux

gènes tirés sont des copies du même gène avec probabilité $1/2$ ou des copies de gènes différents avec la même probabilité. Dans le dernier cas, ils sont i.p.d. à condition que les deux gènes de la mère le soient (probabilité F_I). De plus, le gène tiré chez la femelle provient du père avec probabilité $1/2$ et il est i.p.d. à celui provenant de la mère de l'individu mâle avec probabilité f_{MP} . Finalement, les deux individus proviennent de couples de parents différents avec probabilité $(1 - 1/N)$ et les deux gènes sont i.p.d. si le gène provenant des parents de la femelle est i.p.d. au gène provenant de la mère du mâle (probabilité $f_{C_1M_2}$).

De plus, on trouve

$$f_{C_1M_2} = \frac{1}{2}k_1^2f_{I_1I_2} + \frac{1}{2}\alpha k_1k_2f_{IJ},$$

puisque le gène tiré chez la femelle provient de la mère avec probabilité $1/2$ et il y aura identité par descendance seulement si les deux mères proviennent de la même colonie et donc, n'ont pas dispersé (probabilité k_1^2). On cherche alors la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez une femelle soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez une autre femelle ($f_{I_1I_2}$). De plus, le gène tiré chez la femelle provient du père avec probabilité $1/2$ et on procède de façon analogue pour obtenir le résultat.

Après simplifications, on obtient donc

$$f_{I'I'} = \frac{1}{4N} [1 + F_I + 2\alpha k_1k_2f_{IJ}] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) k_1 \left[\frac{k_1f_{I_1I_2} + \alpha k_2f_{IJ}}{2} \right]. \quad (A.1.3)$$

Considérons, maintenant, la probabilité que le gène d'un mâle soit i.p.d. au gène d'un autre mâle. On trouve

$$f_{J'_1J'_2} = \frac{1}{N} \left[\frac{1}{2} + \frac{1}{2}F_I \right] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) f_{M_1M_2}.$$

En effet, les deux mâles ont les mêmes parents avec probabilité $1/N$. Comme les gènes tirés proviennent nécessairement de la mère, ils sont des copies du même gène avec probabilité $1/2$ ou des copies de gènes différents avec la même probabilité (ils sont alors i.p.d. avec probabilité F_I). Cependant, les deux individus proviennent de parents différents avec probabilité $(1 - 1/N)$ et sont alors i.p.d. si le gène issu de l'une des mères

est i.p.d. à celui issu de l'autre mère (probabilité $f_{M_1M_2}$).

On trouve alors

$$f_{M_1M_2} = k_1^2 f_{I_1I_2},$$

puisque les deux mères doivent provenir de la même colonie (probabilité k_1^2) et le gène tiré au hasard chez l'une doit être i.p.d. à celui tiré au hasard chez l'autre (probabilité $f_{I_1I_2}$).

Finalement, on a

$$f_{J'_1J'_2} = \frac{1}{2N} [1 + F_I] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) k_1^2 f_{I_1I_2}. \quad (\text{A.1.4})$$

Calculons maintenant la probabilité que le gène porté par un individu mâle soit i.p.d. aux deux gènes portés par un individu femelle. On trouve

$$\delta_{J'J'} = \frac{1}{N} \left[\frac{1}{2} f_{MP} + \frac{1}{2} \delta_{MP} \right] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) f_{M_1P_1M_2}.$$

En effet, les deux individus proviennent des mêmes parents avec probabilité $1/N$. Dans ce cas, le gène provenant de la mère chez chaque individu est une copie du même gène avec probabilité $1/2$ et on doit alors multiplier par la probabilité que ce gène soit i.p.d. au gène provenant du père chez la femelle (f_{MP}). De plus, les deux gènes provenant de la mère sont des copies de gènes différents avec probabilité $1/2$ et, dans ce cas, la probabilité cherchée est vérifiée si le gène provenant du père est i.p.d. aux deux gènes de la mère (probabilité δ_{MP}). Finalement, les deux individus proviennent de parents différents avec probabilité $(1 - 1/N)$. On cherche alors la probabilité que le gène issu de la mère et du père de la femelle soient i.p.d. à celui issu de la mère de l'individu mâle (probabilité $f_{M_1P_1M_2}$).

On a

$$\delta_{MP} = \alpha k_1 k_2 \delta_{JJ},$$

puisque, encore une fois, les deux parents doivent provenir de la même colonie (probabilité $\alpha k_1 k_2$) et on cherche la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un mâle

soit i.p.d. aux deux gènes d'un individu femelle provenant de la même colonie (δ_{IJ}).

Par ailleurs, on trouve

$$f_{M_1 P_1 M_2} = \alpha k_1^2 k_2 f_{I_1 I_2 J},$$

puisque les trois individus doivent provenir de la même colonie (probabilité $\alpha k_1^2 k_2$) et on cherche la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un mâle soit i.p.d. à deux gènes choisis au hasard respectivement chez deux femelles provenant de la même colonie (probabilité $f_{I_1 I_2 J}$).

Après manipulations algébriques, on obtient

$$\delta_{I'J'} = \frac{1}{2N} \alpha k_1 k_2 [f_{IJ} + \delta_{IJ}] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \alpha k_1^2 k_2 f_{I_1 I_2 J}. \quad (\text{A.1.5})$$

Étudions maintenant la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un individu mâle soit i.p.d. à un et un seul gène d'un individu femelle. On trouve

$$\gamma_{I'J'} = \frac{1}{N} \left[\frac{1}{2} (1 - f_{MP}) + \frac{1}{2} \left(F_I - \delta_{MP} + \frac{1}{2} \gamma_{MP} \right) \right] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) [\xi_{P_1 M_1 M_2} + \xi_{M_1 P_1 M_2}].$$

En effet, les deux individus proviennent du même couple de parents avec probabilité $1/N$. Dans ce cas, les deux gènes provenant de la mère sont des copies du même gène avec probabilité $1/2$ et on cherche la probabilité que ce gène ne soit pas i.p.d. à celui provenant du père de l'individu femelle (probabilité $1 - f_{MP}$). Toutefois, les deux gènes provenant de la mère sont des copies de gènes différents avec probabilité $1/2$ et on doit alors considérer deux cas. Premièrement, les deux gènes provenant de la même mère sont i.p.d. entre eux mais non i.p.d. à celui provenant du père de l'individu femelle avec probabilité $F_I - \delta_{MP}$ ou, deuxièmement, le gène de l'individu mâle (qui provient nécessairement de la mère) est i.p.d. au gène provenant du père de l'individu femelle mais non i.p.d. au gène provenant de la mère (probabilité $\gamma_{MP}/2$). D'autre part, les deux individus proviennent de couples de parents différents avec probabilité $(1 - 1/N)$. Dans ce cas, on cherche la probabilité que le gène issu de la mère de l'individu mâle soit i.p.d. au gène issu de la mère de l'individu femelle mais non i.p.d. à celui issu du père (probabilité $\xi_{P_1 M_1 M_2}$) ou, à l'inverse, qu'il soit i.p.d. au gène issu du père de l'individu

femelle mais non i.p.d. à celui issu de sa mère (probabilité $\xi_{M_1 P_1 M_2}$).

On a

$$\xi_{P_1 M_1 M_2} = k_1^2 (1 - \alpha k_2) f_{I_1 I_2} + k_1^2 \alpha k_2 (f_{I_1 I_2} - f_{I_1 I_2 J}).$$

Tout d'abord, remarquons que les deux mères doivent nécessairement provenir de la même colonie. Par conséquent, si les deux mères proviennent effectivement de la même colonie mais non le père (probabilité $k_1^2 (1 - \alpha k_2)$), alors on cherche simplement la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez une femelle soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez une autre femelle provenant de la même colonie ($f_{I_1 I_2}$). Toutefois, si les trois individus proviennent de la même colonie (probabilité $k_1^2 \alpha k_2$), on doit multiplier par la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez une femelle soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez une autre femelle mais non i.p.d au gène d'un mâle provenant de la même colonie ($f_{I_1 I_2} - f_{I_1 I_2 J}$). En procédant de la même façon, on trouve

$$\xi_{M_1 P_1 M_2} = \alpha k_1 k_2 (1 - k_1) f_{IJ} + \alpha k_1^2 k_2 (f_{IJ} - f_{I_1 I_2 J}).$$

Après quelques simplifications, on obtient

$$\begin{aligned} \gamma_{I'J'} = \frac{1}{2N} \left[1 + F_I - \alpha k_1 k_2 \left(f_{IJ} + \delta_{IJ} - \frac{1}{2} \gamma_{IJ} \right) \right] \\ + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left[k_1^2 f_{I_1 I_2} + \alpha k_1 k_2 f_{IJ} - 2\alpha k_1^2 k_2 f_{I_1 I_2 J} \right]. \end{aligned} \quad (\text{A.1.6})$$

Maintenant, si on calcule la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez une femelle soit i.p.d. aux deux gènes d'une autre femelle provenant de la même colonie, on trouve

$$\delta_{I'_1 I'_2} = \frac{1}{N} \left[\frac{1}{2} f_{MP} + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} f_{MP} + \frac{1}{2} \delta_{MP} \right) \right] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left[\frac{1}{2} f_{M_1 P_1 M_2} + \frac{1}{2} f_{M_1 P_1 P_2} \right].$$

En effet, les deux femelles ont les mêmes parents avec probabilité $1/N$. Dans ce cas, le gène choisi au hasard chez la femelle I_2 provient du père avec probabilité $1/2$ et il est nécessairement i.p.d. au gène provenant du père de la femelle I_1 puisqu'elles ont le même père. Par conséquent, on cherche la probabilité que ce gène soit i.p.d. au gène provenant de la mère de la femelle I_1 (f_{MP}). Aussi, le gène choisi au hasard chez la

femelle I_2 est d'origine maternelle avec probabilité $1/2$. Dans ce cas, le gène provenant de la mère chez l'autre femelle est une copie du même gène avec probabilité $1/2$ et on cherche la probabilité que ce gène soit i.p.d. à celui issu du père de la femelle I_1 (f_{MP}). Par ailleurs, le gène provenant de la mère de la femelle I_1 est une copie d'un autre gène avec probabilité $1/2$. On cherche alors la probabilité que les deux gènes de la mère soient i.p.d. au gène du père (δ_{MP}). Finalement, les deux femelles proviennent de couples de parents différents avec probabilité $(1 - 1/N)$. Ainsi, le gène choisi au hasard chez la femelle I_2 est d'origine maternelle avec probabilité $1/2$ et on cherche la probabilité que ce gène soit i.p.d. à celui issu du père et de la mère chez la femelle I_1 ($f_{M_1P_1M_2}$). D'autre part, le gène choisi au hasard est d'origine paternelle avec la même probabilité $1/2$ et on cherche, encore une fois, alors la probabilité que ce gène soit i.p.d. à celui issu du père et de la mère de l'autre femelle ($f_{M_1P_1P_2}$).

De plus, on trouve

$$f_{M_1P_1M_2} = \alpha k_1^2 k_2 f_{I_1I_2J}.$$

En effet, les trois parents doivent provenir de la même colonie (probabilité $\alpha k_1^2 k_2$) pour que la probabilité d'identité par descendance soit non nulle. Par la suite, on cherche la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez un mâle soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez deux autres femelles provenant de la même colonie ($f_{I_1I_2J}$). En procédant de la même façon, on obtient

$$f_{M_1P_1P_2} = \alpha^2 k_1 k_2^2 f_{IJ_1J_2}.$$

Finalement, après simplifications, on trouve

$$\delta_{I'_1I'_2} = \frac{1}{4N} [\alpha k_1 k_2 (3f_{IJ} + \delta_{IJ})] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \alpha k_1 k_2 \left[\frac{k_1 f_{I_1I_2J} + \alpha k_2 f_{IJ_1J_2}}{2} \right]. \quad (\text{A.1.7})$$

Étudions maintenant la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez une femelle soit i.p.d. à un et un seul gène d'une autre femelle provenant de la même colonie. On a

$$\begin{aligned} \gamma_{I'_1I'_2} = & \frac{1}{N} \left[\frac{1}{2} (1 - f_{MP}) + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} (1 - f_{MP}) + \frac{1}{2} \left(F_I - \delta_{MP} + \frac{1}{2} \gamma_{MP} \right) \right) \right] \\ & + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left[\frac{1}{2} (\xi_{P_1M_1M_2} + \xi_{M_1P_1M_2}) + \frac{1}{2} (\xi_{P_1M_1P_2} + \xi_{M_1P_1P_2}) \right]. \end{aligned}$$

Encore une fois, les deux individus ont les mêmes parents avec probabilité $1/N$. Par la suite, le gène choisi au hasard chez la femelle I_2 est d'origine paternelle avec probabilité $1/2$. Dans ce cas, l'autre femelle a nécessairement une copie du même gène puisqu'elle provient du même père. Par conséquent, on cherche la probabilité que ce gène ne soit pas i.p.d. au gène provenant de la mère de la femelle I_1 (probabilité $1 - f_{MP}$). Toutefois, le gène choisi au hasard chez la femelle I_2 est d'origine maternelle avec la même probabilité $1/2$ et on doit alors considérer deux cas. Premièrement, ce gène est une copie du même gène que celui issu de la mère de la femelle I_1 avec probabilité $1/2$. Dans ce cas, on multiplie par la probabilité que ce gène ne soit pas i.p.d. à celui issu du père de la femelle I_1 ($1 - f_{MP}$). Deuxièmement, le gène choisi au hasard chez la femelle I_2 n'est pas une copie du même gène que celui issu de la mère de la femelle I_1 , avec probabilité $1/2$. On doit alors multiplier par la probabilité que les deux gènes de la mère soient i.p.d. entre eux mais non i.p.d. à celui du père ($F_I - \delta_{MP}$), ou que les deux gènes de la mère ne soient pas i.p.d. entre eux mais que celui porté par la femelle I_2 soit i.p.d. à celui issu du père chez la femelle I_1 ($\gamma_{MP}/2$). Finalement, les deux femelles proviennent de parents différents avec probabilité $(1 - 1/N)$. Dans ce cas, le gène choisi au hasard chez la femelle I_2 est d'origine maternelle avec probabilité $1/2$. On cherche donc la probabilité que ce gène soit i.p.d. à celui provenant de la mère de l'autre femelle mais non i.p.d. à celui provenant du père ($\xi_{P_1 M_1 M_2}$) ou inversement ($\xi_{M_1 P_1 M_2}$). D'autre part, le gène choisi au hasard chez la femelle I_2 est d'origine paternelle avec probabilité $1/2$ et on considère les deux mêmes cas. En procédant de la même façon que nous l'avons fait lors du calcul de $\gamma_{I'J'}$, on trouve

$$\xi_{P_1 M_1 P_2} = \alpha k_1 k_2 (1 - \alpha k_2) f_{IJ} + \alpha^2 k_1 k_2^2 (f_{IJ} - f_{IJ_1 J_2})$$

et

$$\xi_{M_1 P_1 P_2} = \alpha^2 k_2^2 (1 - k_1) f_{J_1 J_2} + \alpha^2 k_1 k_2^2 (f_{J_1 J_2} - f_{IJ_1 J_2}).$$

Après quelques manipulations algébriques, on obtient

$$\begin{aligned} \gamma_{I'J'_2} = & \frac{1}{4N} [3 + F_I - \alpha k_1 k_2 \left(3f_{IJ} + \delta_{IJ} - \frac{1}{2}\gamma_{IJ} \right)] \\ & + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left[\frac{k_1^2 f_{I_1 I_2} + 2\alpha k_1 k_2 f_{IJ} + \alpha^2 k_2^2 f_{J_1 J_2} - 2\alpha k_1^2 k_2 f_{I_1 I_2 J} - 2\alpha^2 k_1 k_2^2 f_{IJ_1 J_2}}{2} \right]. \end{aligned} \quad (\text{A.1.8})$$

Pour la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez une femelle soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez deux autres femelles provenant de la même colonie, on a

$$\begin{aligned}
 f_{I_1 I_2 I_3} = & \frac{1}{N^2} \left[\frac{1}{8} + \frac{1}{8} \left(\frac{1}{4} + \frac{3}{4} F_I \right) + \frac{3}{8} f_{MP} + \frac{3}{8} \left(\frac{1}{2} f_{MP} + \frac{1}{2} \delta_{MP} \right) \right] \\
 & + \frac{3}{N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left[\frac{1}{2} \left[\frac{1}{4} f_{P_1 M_2} + \frac{1}{2} f_{M_1 P_1 M_2} + \frac{1}{4} \left(\frac{1}{2} f_{M_1 M_2} + \frac{1}{2} \delta_{M_1 M_2} \right) \right] \right. \\
 & \left. + \frac{1}{2} \left[\frac{1}{4} f_{P_1 P_2} + \frac{1}{2} f_{M_1 P_1 P_2} + \frac{1}{4} \left(\frac{1}{2} f_{M_1 P_2} + \frac{1}{2} \delta_{M_1 P_2} \right) \right] \right] \\
 & + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) \left[\frac{1}{8} f_{M_1 M_2 M_3} + \frac{3}{8} f_{M_1 M_2 P_3} + \frac{3}{8} f_{M_1 P_2 P_3} + \frac{1}{8} f_{P_1 P_2 P_3} \right].
 \end{aligned}$$

En effet, les trois femelles proviennent des mêmes parents avec probabilité $1/N^2$. Dans ce cas, les trois gènes choisis au hasard sont d'origine paternelle avec probabilité $1/8$ et, par conséquent, sont nécessairement i.p.d. De façon symétrique, les trois gènes choisis au hasard sont d'origine maternelle avec la même probabilité $1/8$. Ainsi, ces trois gènes sont des copies du même gène de la mère avec probabilité $1/4$ (et sont alors i.p.d.), ou des copies de gènes différents avec probabilité $3/4$ et ils sont i.p.d. si les deux gènes de la mère le sont (probabilité F_I). De plus, deux des trois gènes choisis sont d'origine paternelle (et donc i.p.d.) tandis que l'autre est d'origine maternelle avec probabilité $3/8$. Dans ce cas, les trois gènes sont i.p.d. si le gène provenant de la mère est i.p.d. à celui provenant du père (probabilité f_{MP}). Finalement, deux des trois gènes choisis sont d'origine maternelle tandis que le troisième est d'origine paternelle avec la même probabilité $3/8$. Dans ce cas, les deux gènes issus de la mère sont des copies du même gène avec probabilité $1/2$ et on cherche la probabilité que ce gène soit i.p.d. à celui issu du père (f_{MP}). D'un autre côté, les deux gènes issus de la mère sont des copies de gènes différents avec probabilité $1/2$ et on cherche la probabilité que le gène du père soit i.p.d. au deux gènes de la mère (δ_{MP}).

Ensuite, exactement deux des trois femelles proviennent des mêmes parents avec probabilité $(3/N)(1 - 1/N)$. Dans ce cas, le gène provenant de la femelle ayant des parents différents est d'origine maternelle avec probabilité $1/2$. De plus, les deux gènes

provenant des deux autres femelles sont d'origine paternelle (et donc forcément i.p.d.) avec probabilité $1/4$ et on multiplie alors par la probabilité que le gène du père soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez la mère provenant de l'autre couple de parents ($f_{P_1M_2}$). Aussi, les deux gènes des femelles ayant les mêmes parents ne proviennent pas du même parent avec probabilité $1/2$ et, dans ce cas, on multiplie par la probabilité $f_{M_1P_1M_2}$. Finalement, avec probabilité $1/4$, les gènes des deux femelles ayant les mêmes parents sont d'origine maternelle. Dans ce cas, ce sont des copies du même gène avec probabilité $1/2$ et on cherche la probabilité que ce gène soit i.p.d. à celui provenant de la mère de l'autre couple de parents ($f_{M_1M_2}$). Toutefois, les deux gènes ne sont pas des copies du même gène avec probabilité $1/2$. On doit alors calculer la probabilité que le gène issu de la mère provenant de l'autre couple de parents soit i.p.d. aux deux gènes de la mère ($\delta_{M_1M_2}$). D'autre part, le gène choisi au hasard chez la femelle provenant des parents différents est d'origine paternelle avec probabilité $1/2$ et on répète le même raisonnement.

Finalement, les trois femelles proviennent de parents différents avec probabilité $(1 - 1/N)(1 - 2/N)$. Dans ce cas, les trois gènes choisis au hasard sont d'origine maternelle et on cherche la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez chacune des trois mères soit i.p.d. ($f_{M_1M_2M_3}$). Par la suite, exactement deux des trois gènes sont d'origine maternelle avec probabilité $3/8$. On doit alors calculer la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez l'une des mères soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez l'autre mère et i.p.d. au gène du père ($f_{M_1M_2P_3}$). De façon analogue, exactement deux des trois gènes choisis au hasard sont d'origine paternelle avec probabilité $3/8$ et on calcule la probabilité $f_{M_1P_2P_3}$. Finalement, les trois gènes sont d'origine paternelle avec probabilité $1/8$ et on doit multiplier par $f_{P_1P_2P_3}$ pour obtenir la probabilité que les trois gènes soient i.p.d.

En se rappelant que les individus doivent provenir de la même colonie pour que la probabilité d'identité par descendance soit non nulle et en considérant le sexe des

individus, on trouve

$$f_{P_1 M_2} = f_{M_1 P_2} = \alpha k_1 k_2 f_{IJ},$$

$$f_{M_1 M_2} = k_1^2 f_{I_1 I_2},$$

$$f_{P_1 P_2} = \alpha^2 k_2^2 f_{J_1 J_2},$$

$$\delta_{M_1 M_2} = k_1^2 \delta_{I_1 I_2},$$

$$\delta_{M_1 P_2} = \alpha k_1 k_2 \delta_{IJ},$$

et

$$f_{M_1 M_2 M_3} = k_1^3 f_{I_1 I_2 I_3},$$

$$f_{M_1 M_2 P_3} = \alpha k_1^2 k_2 f_{I_1 I_2 J},$$

$$f_{M_1 P_2 P_3} = \alpha^2 k_1 k_2^2 f_{I J_1 J_2},$$

$$f_{P_1 P_2 P_3} = \alpha^3 k_2^3 f_{J_1 J_2 J_3}.$$

En remplaçant, on obtient

$$\begin{aligned} f_{I_1' I_2' I_3'} &= \frac{1}{32N^2} [5 + 3F_I + 6\alpha k_1 k_2 (3f_{IJ} + \delta_{IJ})] \\ &+ \frac{3}{16N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left[k_1^2 (f_{I_1 I_2} + \delta_{I_1 I_2}) + \alpha k_1 k_2 (3f_{IJ} + \delta_{IJ}) + 2\alpha^2 k_2^2 f_{J_1 J_2} \right. \\ &\quad \left. + 4\alpha k_1^2 k_2 f_{I_1 I_2 J} + 4\alpha^2 k_1 k_2^2 f_{I J_1 J_2} \right] \\ &+ \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) \frac{k_1^3 f_{I_1 I_2 I_3} + 3\alpha k_1^2 k_2 f_{I_1 I_2 J} + 3\alpha^2 k_1 k_2^2 f_{I J_1 J_2} + \alpha^3 k_2^3 f_{J_1 J_2 J_3}}{8}. \end{aligned} \quad (\text{A.1.9})$$

Maintenant, si on calcule la même probabilité que précédemment mais en considérant deux femelles et un mâle, on trouve

$$\begin{aligned}
 f_{I_1' I_2' J'} = & \frac{1}{N^2} \left[\frac{1}{4} f_{MP} + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} f_{MP} + \frac{1}{2} \delta_{MP} \right) + \frac{1}{4} \left(\frac{1}{4} + \frac{3}{4} F_I \right) \right] \\
 & + \frac{3}{N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left[\frac{1}{3} \left[\frac{1}{4} f_{P_1 M_2} + \frac{1}{2} f_{M_1 P_1 M_2} + \frac{1}{4} \left(\frac{1}{2} f_{M_1 M_2} + \frac{1}{2} \delta_{M_1 M_2} \right) \right] \right. \\
 & + \frac{2}{3} \left[\frac{1}{4} f_{M_1 P_1 P_2} + \frac{1}{4} f_{M_1 P_1 M_2} + \frac{1}{4} \left(\frac{1}{2} f_{M_1 P_2} + \frac{1}{2} \delta_{M_1 P_2} \right) + \frac{1}{4} \left(\frac{1}{2} f_{M_1 M_2} \frac{1}{2} \delta_{M_1 M_2} \right) \right] \\
 & \left. + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) \left[\frac{1}{4} f_{P_1 P_2 M_3} + \frac{1}{2} f_{M_1 P_2 M_3} + \frac{1}{4} f_{M_1 M_2 M_3} \right] \right].
 \end{aligned}$$

En effet, les trois individus ont les mêmes parents avec probabilité $1/N^2$. Dans ce cas, les gènes choisis au hasard chez les deux femelles proviennent du père avec probabilité $1/4$. Comme ils sont nécessairement i.p.d. entre eux, on cherche la probabilité qu'ils soient i.p.d. au gène du mâle. Ainsi, on cherche la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez la mère soit i.p.d. au gène du père (f_{MP}). D'autre part, les deux gènes en provenance des femelles proviennent de parents différents avec probabilité $1/2$. Ainsi, le gène en provenance de la mère chez l'une des deux femelles est une copie du même gène que celui porté par le mâle avec probabilité $1/2$. Dans ce cas, on multiplie par la probabilité que ce gène soit i.p.d. à celui en provenance du père chez l'autre femelle (f_{MP}). Toutefois, si les deux gènes en provenance de la mère sont des copies de gènes différents (probabilité $1/2$), on cherche la probabilité que le gène en provenance du père chez l'autre femelle soit i.p.d. aux deux gènes de la mère δ_{MP} . Finalement, les gènes choisis au hasard chez les deux femelles sont d'origine maternelle avec probabilité $1/4$. Dans ce cas, ils sont des copies du même gène que celui du mâle avec probabilité $1/4$ mais ils sont des copies de gènes différents avec probabilité $3/4$. Ils sont alors i.p.d. seulement si les deux gènes de la mère le sont (probabilité F_I).

Ensuite, exactement deux des trois individus proviennent des mêmes parents avec probabilité $(3/N)(1 - 1/N)$. Dans ce cas, avec probabilité $1/3$, c'est le mâle qui provient d'un couple de parents différents. Ainsi, les gènes choisis au hasard chez les deux femelles sont d'origine paternelle avec probabilité $1/4$ et on calcule la probabilité que ce gène soit i.p.d. à celui du mâle qui, rappelons-le, provient d'une mère différente

($f_{P_1M_2}$). Toutefois, si les gènes choisis au hasard chez les deux femelles proviennent de parents différents (probabilité $1/2$), alors on doit considérer la probabilité que ces gènes soient i.p.d. entre eux et avec celui provenant de la mère de l'autre couple de parents ($f_{M_1P_1M_2}$). Enfin, si les gènes provenant des deux femelles sont d'origine maternelle (probabilité $1/4$), alors ils sont des copies du même gène ou de gènes différents avec probabilité $1/2$ dans les deux cas. Ainsi, s'ils sont des copies du même gène, on cherche la probabilité que ce gène en provenance de la mère soit i.p.d. au gène du mâle, qui provient de l'autre mère (probabilité $f_{M_1M_2}$). Par contre, si les deux gènes sont des copies de gènes différents, on cherche la probabilité que le gène provenant de la mère du mâle soit i.p.d. aux deux gènes de la mère des deux femelles (probabilité $\delta_{M_1M_2}$).

Dans le cas où c'est l'une des deux femelles qui provient de parents différents (probabilité $2/3$), on doit considérer quatre cas qui se produiront chacun avec probabilité $1/4$. Premièrement, si les gènes choisis au hasard chez les deux femelles sont d'origine paternelle, on cherche la probabilité que le gène du père de l'un des couples de parents soit i.p.d. au gène en provenance du père et de la mère de l'autre couple de parents ($f_{M_1P_1P_2}$). Ensuite, si le gène choisi au hasard chez la femelle provenant de parents différents est d'origine maternelle tandis que celui de l'autre femelle est d'origine paternelle, on cherche la probabilité $f_{M_1P_1M_2}$. En troisième lieu, on considère le cas inverse, c'est-à-dire que le gène choisi au hasard chez la femelle provenant de parents différents est d'origine paternelle tandis que celui provenant de l'autre femelle est d'origine maternelle. Par conséquent, les gènes provenant du mâle et de la femelle ayant les mêmes parents sont tous deux issus de la mère. Dans ce cas, ils sont des copies du même gène avec probabilité $1/2$ et on cherche la probabilité $f_{M_1P_2}$. Toutefois, ils sont des copies de gènes différents avec probabilité $1/2$ et on cherche la probabilité qu'ils soient i.p.d. entre eux et avec celui provenant de la mère de l'autre couple de parents ($\delta_{M_1P_2}$). En dernier lieu, si les gènes choisis au hasard chez les deux femelles proviennent de leur mère respective, on procède de la même façon que précédemment mais en considérant que le gène provenant de l'individu ayant des parents différents est d'origine maternelle.

Finalement, les trois individus proviennent de parents différents avec probabilité $(1 - 1/N)(1 - 2/N)$. Par conséquent, si les gènes choisis au hasard chez les deux femelles sont d'origine paternelle (probabilité $1/4$), on cherche la probabilité $f_{P_1 P_2 M_3}$. Toutefois s'ils sont d'origine différente (probabilité $1/2$), on cherche la probabilité $f_{M_1 P_2 M_3}$. Finalement, s'ils sont d'origine maternelle on cherche la probabilité $f_{M_1 M_2 M_3}$.

En remplaçant d'après ce que nous avons obtenu précédemment, on trouve

$$\begin{aligned}
 f_{I' I_2' J'} &= \frac{1}{16N^2} [1 + 3F_I + 4\alpha k_1 k_2 (2f_{IJ} + \delta_{IJ})] \\
 &+ \frac{1}{8N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left[3k_1^2 (f_{I_1 I_2} + \delta_{I_1 I_2}) + 2\alpha k_1 k_2 (2f_{IJ} + \delta_{IJ}) + 8\alpha k_1^2 k_2 f_{I_1 I_2 J} \right. \\
 &\quad \left. + 4\alpha^2 k_1 k_2^2 f_{I_1 J_2} \right] \\
 &+ \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) \frac{k_1^3 f_{I_1 I_2 I_3} + 2\alpha k_1^2 k_2 f_{I_1 I_2 J} + \alpha^2 k_1 k_2^2 f_{I_1 J_2}}{4}.
 \end{aligned} \tag{A.1.10}$$

Pour la probabilité que le gène d'un individu mâle soit i.p.d. à celui d'un autre individu mâle et i.p.d. à un gène choisi au hasard chez une femelle provenant de la même colonie, on trouve

$$\begin{aligned}
 f_{I' J_1' J_2'} &= \frac{1}{N^2} \left[\frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} f_{MP} + \frac{1}{2} \delta_{MP} \right) + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{4} + \frac{3}{4} F_I \right) \right] \\
 &+ \frac{3}{N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left[\frac{1}{3} \left[\frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} f_{M_1 M_2} + \frac{1}{2} \delta_{M_1 M_2} \right) + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} f_{M_1 P_2} + \frac{1}{2} \delta_{M_1 P_2} \right) \right] \right. \\
 &\quad \left. + \frac{2}{3} \left[\frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} f_{M_1 M_2} + \frac{1}{2} \delta_{M_1 M_2} \right) + \frac{1}{2} f_{M_1 P_1 M_2} \right] \right] \\
 &+ \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) \left[\frac{1}{2} f_{M_1 M_2 M_3} + \frac{1}{2} f_{M_1 M_2 P_3} \right].
 \end{aligned}$$

Comme ce calcul est plutôt long mais assez semblable à celui effectué précédemment, il est laissé aux soins du lecteur.

En remplaçant dans l'équation précédente, on trouve

$$\begin{aligned}
 f_{I'J'_1J'_2} &= \frac{1}{8N^2} [1 + 3F_I + 2\alpha k_1 k_2 (f_{IJ} + \delta_{IJ})] \\
 &+ \frac{1}{4N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) [3k_1^2 (f_{I_1I_2} + \delta_{I_1I_2}) + \alpha k_1 k_2 (f_{IJ} + \delta_{IJ}) + 4\alpha k_1^2 k_2 f_{I_1I_2J}] \\
 &+ \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) \frac{k_1^3 f_{I_1I_2I_3} + \alpha k_1^2 k_2 f_{I_1I_2J}}{2}.
 \end{aligned} \tag{A.1.11}$$

En dernier lieu, si on considère la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez trois mâles distincts provenant de la même colonie, on obtient

$$\begin{aligned}
 f_{J'_1J'_2J'_3} &= \frac{1}{N^2} \left[\frac{1}{4} + \frac{3}{4}F_I \right] + \frac{3}{N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left[\frac{1}{2}f_{M_1M_2} + \frac{1}{2}\delta_{M_1M_2} \right] \\
 &+ \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) f_{M_1M_2M_3}.
 \end{aligned}$$

Remarquons, tout d'abord, que les trois gènes sont nécessairement d'origine maternelle puisqu'on considère trois individus mâles. Ainsi, ces trois mâles ont la même mère avec probabilité $1/N^2$ et les gènes qu'ils portent sont des copies du même gène de la mère avec probabilité $1/4$. Toutefois, ils sont des copies de gènes différents avec probabilité $3/4$. Par conséquent, ils sont i.p.d. seulement si les gènes de la mère le sont (probabilité F_I). Ensuite, exactement deux des trois individus proviennent du même couple de parents avec probabilité $(3/N)(1 - 1/N)$. Dans ce cas, les gènes des deux individus ayant la même mère sont des copies du même gène avec probabilité $1/2$ et on cherche la probabilité que ce gène soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez l'autre mère (probabilité $f_{M_1M_2}$). Toutefois, les deux gènes provenant de la même mère sont des copies de gènes différents avec probabilité $1/2$ et on doit multiplier par la probabilité que ces deux gènes soient i.p.d. entre eux et i.p.d. à un gène choisi au hasard chez l'autre mère (probabilité $\delta_{M_1M_2}$). Finalement, les trois individus n'ont pas la même mère avec probabilité $(1 - 1/N)(1 - 2/N)$ et on cherche la probabilité que les gènes choisis au hasard chez chacune des mères soient i.p.d. ($f_{M_1M_2M_3}$).

Après quelques substitutions et simplifications, on trouve

$$f_{J_1 J_2 J_3} = \frac{1}{4N^2} [1 + 3F_I] + \frac{3}{2N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) k_1^2 [f_{I_1 I_2} + \delta_{I_1 I_2}] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) k_1^3 f_{I_1 I_2 I_3}. \quad (\text{A.1.12})$$

En somme, on doit résoudre, à l'équilibre, le système d'équations suivant :

$$\begin{aligned} F_I &= \alpha k_1 k_2 f_{IJ}, \\ f_{I_1 I_2} &= \frac{1}{8N} [3 + F_I + 4\alpha k_1 k_2 f_{IJ}] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left[\frac{k_1^2 f_{I_1 I_2} + 2\alpha k_1 k_2 f_{IJ} + \alpha^2 k_2^2 f_{J_1 J_2}}{4} \right], \\ f_{IJ} &= \frac{1}{4N} [1 + F_I + 2\alpha k_1 k_2 f_{IJ}] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) k_1 \left[\frac{k_1 f_{I_1 I_2} + \alpha k_2 f_{IJ}}{2} \right], \\ f_{J_1 J_2} &= \frac{1}{2N} [1 + F_I] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) k_1^2 f_{I_1 I_2}, \\ \delta_{IJ} &= \frac{1}{2N} \alpha k_1 k_2 [f_{IJ} + \delta_{IJ}] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \alpha k_1^2 k_2 f_{I_1 I_2 J}, \\ \gamma_{IJ} &= \frac{1}{4N} \left[1 + F_I - \alpha k_1 k_2 \left(f_{IJ} + \delta_{IJ} - \frac{1}{2} \gamma_{IJ} \right) \right] \\ &\quad + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left[k_1^2 f_{I_1 I_2} + \alpha k_1 k_2 f_{IJ} - 2\alpha k_1^2 k_2 f_{I_1 I_2 J} \right], \\ \delta_{I_1 I_2} &= \frac{1}{4N} [\alpha k_1 k_2 (3f_{IJ} + \delta_{IJ})] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \alpha k_1 k_2 \left[\frac{k_1 f_{I_1 I_2 J} + \alpha k_2 f_{IJ J_2}}{2} \right], \\ \gamma_{I_1 I_2} &= \frac{1}{4N} [3 + F_I - \alpha k_1 k_2 (3f_{IJ} + \delta_{IJ} - \frac{1}{2} \gamma_{IJ})] \\ &\quad + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left[\frac{k_1^2 f_{I_1 I_2} + 2\alpha k_1 k_2 f_{IJ} + \alpha^2 k_2^2 f_{J_1 J_2} - 2\alpha k_1^2 k_2 f_{I_1 I_2 J} - 2\alpha^2 k_1 k_2^2 f_{IJ J_2}}{2} \right], \\ f_{I_1 I_2 I_3} &= \frac{1}{32N^2} [5 + 3F_I + 6\alpha k_1 k_2 (3f_{IJ} + \delta_{IJ})] \\ &\quad + \frac{3}{16N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left[k_1^2 (f_{I_1 I_2} + \delta_{I_1 I_2}) + \alpha k_1 k_2 (3f_{IJ} + \delta_{IJ}) + 2\alpha^2 k_2^2 f_{J_1 J_2} \right. \\ &\quad \left. + 4\alpha k_1^2 k_2 f_{I_1 I_2 J} + 4\alpha^2 k_1 k_2^2 f_{IJ J_2} \right] \\ &\quad + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) \frac{k_1^3 f_{I_1 I_2 I_3} + 3\alpha k_1^2 k_2 f_{I_1 I_2 J} + 3\alpha^2 k_1 k_2^2 f_{IJ J_2} + \alpha^3 k_2^3 f_{J_1 J_2 J_3}}{8}, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
f_{I_1 I_2 J} &= \frac{1}{16N^2} [1 + 3F_I + 4\alpha k_1 k_2 (2f_{IJ} + \delta_{IJ})] \\
&\quad + \frac{1}{8N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left[3k_1^2 (f_{I_1 I_2} + \delta_{I_1 I_2}) + 2\alpha k_1 k_2 (2f_{IJ} + \delta_{IJ}) + 8\alpha k_1^2 k_2 f_{I_1 I_2 J} \right. \\
&\quad \left. + 4\alpha^2 k_1 k_2^2 f_{I_1 J_2} \right] \\
&\quad + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) \frac{k_1^3 f_{I_1 I_2 I_3} + 2\alpha k_1^2 k_2 f_{I_1 I_2 J} + \alpha^2 k_1 k_2^2 f_{I_1 J_2}}{4}, \\
f_{IJ J_2} &= \frac{1}{8N^2} [1 + 3F_I + 2\alpha k_1 k_2 (f_{IJ} + \delta_{IJ})] \\
&\quad + \frac{1}{4N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) [3k_1^2 (f_{I_1 I_2} + \delta_{I_1 I_2}) + \alpha k_1 k_2 (f_{IJ} + \delta_{IJ}) + 4\alpha k_1^2 k_2 f_{I_1 I_2 J}] \\
&\quad + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) \frac{k_1^3 f_{I_1 I_2 I_3} + \alpha k_1^2 k_2 f_{I_1 I_2 J}}{2}, \\
f_{J_1 J_2 J_3} &= \frac{1}{4N^2} [1 + 3F_I] + \frac{3}{2N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) k_1^2 [f_{I_1 I_2} + \delta_{I_1 I_2}] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) k_1^3 f_{I_1 I_2 I_3}.
\end{aligned}$$

Encore une fois, nous avons eu recours à *Mathematica* pour obtenir les rapports f_{IJ}/f_{II} , δ_{IJ}/δ_{II} , γ_{IJ}/γ_{II} ce qui nous a permis d'obtenir la figure A.2.

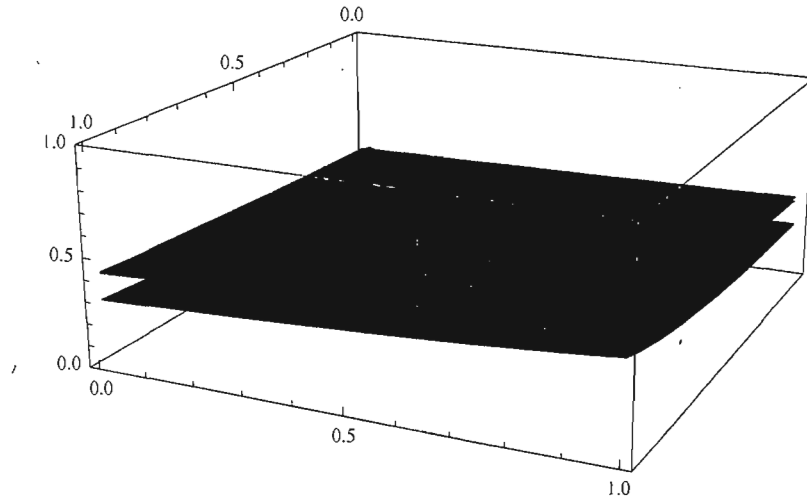


FIG. A.2. Graphique de f_{IJ}/f_{II} (rouge), δ_{IJ}/δ_{II} (vert) et γ_{IJ}/γ_{II} (bleu) pour $N = 2$ et $\alpha = 0.5$

A.2. MODÈLE DE DISPERSION APRÈS ACCOUPLEMENT

Tout comme dans le cas diploïde, nous reprendrons, dans cette section, les équations générales trouvées lors de l'étude du modèle de dispersion avant accouplement pour une population haplo-diploïde (A.1). De plus, comme les calculs intermédiaires s'approchent grandement de ceux effectués à la section précédente, ils sont laissés aux soins du lecteur.

Tout d'abord, pour la probabilité que les deux gènes d'un individu soient i.p.d., on trouve

$$F_I' = \alpha f_{IJ}. \quad (\text{A.2.1})$$

Pour la probabilité qu'un gène choisi au hasard chez deux femelles distinctes soient i.p.d., on avait obtenu

$$f_{I_1 I_2}' = \frac{1}{N} \left[\frac{1}{4} + \frac{1}{4} \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2} F_I \right) + \frac{1}{2} f_{MP} \right] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) f_{C_1 C_2}. \quad (\text{A.2.2})$$

On trouve maintenant

$$\begin{aligned} f_{MP} &= \alpha f_{IJ}, \\ f_{C_1 C_2} &= \frac{1}{4} k^2 f_{I_1 I_2} + \frac{1}{2} \alpha k^2 f_{IJ} + \frac{1}{4} \alpha^2 k^2 f_{J_1 J_2}, \end{aligned}$$

pour obtenir

$$f_{I_1 I_2}' = \frac{1}{8N} [3 + F_I + 4\alpha f_{IJ}] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left[\frac{k^2 f_{I_1 I_2} + 2\alpha k^2 + \alpha^2 k^2 f_{J_1 J_2}}{4} \right]. \quad (\text{A.2.3})$$

On avait obtenu l'équation suivante pour la probabilité que le gène d'un individu mâle soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez une femelle

$$f_{I' J'} = \frac{1}{N} \left[\frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2} F_I \right) + \frac{1}{2} f_{MP} \right] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) f_{C_1 M_2}.$$

Avec,

$$f_{C_1 M_2} = \frac{1}{2} k^2 f_{I_1 I_2} + \frac{1}{2} \alpha k^2 f_{IJ},$$

on trouve

$$f_{I' J'} = \frac{1}{4N} [1 + F_I + 2\alpha k^2 f_{IJ}] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 \left[\frac{f_{I_1 I_2} + \alpha f_{IJ}}{2} \right]. \quad (\text{A.2.4})$$

Pour la probabilité que le gène d'un mâle soit i.p.d. au gène d'un autre mâle, on a

$$f_{J'_1 J'_2} = \frac{1}{N} \left[\frac{1}{2} + \frac{1}{2} F_I \right] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) f_{M_1 M_2}.$$

Avec

$$f_{M_1 M_2} = k^2 f_{I_1 I_2},$$

on trouve

$$f_{J'_1 J'_2} = \frac{1}{2N} [1 + F_I] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 f_{I_1 I_2}. \quad (\text{A.2.5})$$

On avait également trouvé que la probabilité que le gène d'un mâle soit i.p.d. au deux gènes d'une femelle s'exprime comme

$$\delta_{I' J'} = \frac{1}{N} \left[\frac{1}{2} f_{MP} + \frac{1}{2} \delta_{MP} \right] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) f_{M_1 P_1 M_2}.$$

On a

$$\delta_{MP} = \alpha \delta_{IJ},$$

$$f_{M_1 P_1 M_2} = \alpha k^2 f_{I_1 I_2 J},$$

ce qui nous permet d'obtenir

$$\delta_{I' J'} = \frac{\alpha}{2N} [f_{IJ} + \delta_{IJ}] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \alpha k^2 f_{I_1 I_2 J}. \quad (\text{A.2.6})$$

Maintenant, pour la probabilité que le gène d'un mâle soit i.p.d. à un et un seul gène d'une femelle, on avait obtenu

$$\gamma_{I' J'} = \frac{1}{N} \left[\frac{1}{2} (1 - f_{MP}) + \frac{1}{2} \left(F_I - \delta_{MP} + \frac{1}{2} \gamma_{MP} \right) \right] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) [\xi_{P_1 M_1 M_2} + \xi_{M_1 P_1 M_2}].$$

On peut facilement obtenir

$$\xi_{P_1 M_1 M_2} = k^2 [(1 - \alpha) f_{I_1 I_2} + \alpha (f_{I_1 I_2} - f_{I_1 I_2 J})],$$

$$\xi_{M_1 P_1 M_2} = \alpha k^2 [f_{IJ} - f_{I_1 I_2 J}]$$

et, en remplaçant, on trouve

$$\gamma_{I'I'} = \frac{1}{2N} \left[1 + F_I - \alpha \left(f_{IJ} + \delta_{IJ} - \frac{1}{2} \gamma_{IJ} \right) \right] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 [f_{I_1 I_2} + \alpha f_{IJ} - 2\alpha f_{I_1 I_2 J}]. \quad (\text{A.2.7})$$

Si on considère la probabilité qu'un gène tiré au hasard chez une femelle soit i.p.d. aux deux gènes d'une autre femelle, on a

$$\delta_{I'_1 I'_2} = \frac{1}{N} \left[\frac{1}{2} f_{MP} + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} f_{MP} + \frac{1}{2} \delta_{MP} \right) \right] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left[\frac{1}{2} f_{M_1 P_1 M_2} + \frac{1}{2} f_{M_1 P_1 P_2} \right].$$

On peut trouver

$$\begin{aligned} f_{M_1 P_1 M_2} &= \alpha k^2 f_{I_1 I_2 J}, \\ f_{M_1 P_1 P_2} &= \alpha^2 k^2 f_{I_1 J_2}, \end{aligned}$$

pour finalement obtenir, après simplifications,

$$\delta_{I'_1 I'_2} = \frac{\alpha}{4N} [(3f_{IJ} + \delta_{IJ})] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \alpha k^2 \left[\frac{f_{I_1 I_2 J} + \alpha f_{I_1 J_2}}{2} \right]. \quad (\text{A.2.8})$$

Pour la probabilité qu'un gène tiré au hasard chez une femelle soit i.p.d. à un et un seul d'une autre femelle, on avait obtenu

$$\begin{aligned} \gamma_{I'_1 I'_2} &= \frac{1}{N} \left[\frac{1}{2} (1 - f_{MP}) + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} (1 - f_{MP}) + \frac{1}{2} \left(F_I - \delta_{MP} + \frac{1}{2} \gamma_{MP} \right) \right) \right] \\ &+ \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left[\frac{1}{2} (\xi_{P_1 M_1 M_2} + \xi_{M_1 P_1 M_2}) + \frac{1}{2} (\xi_{P_1 M_1 P_2} + \xi_{M_1 P_1 P_2}) \right]. \end{aligned}$$

En remplaçant

$$\begin{aligned} \xi_{P_1 M_1 P_2} &= \alpha k^2 [(1 - \alpha) f_{IJ} + \alpha (f_{IJ} - f_{I_1 J_2})], \\ \xi_{M_1 P_1 P_2} &= \alpha^2 k^2 [f_{J_1 J_2} - f_{I_1 J_2}], \end{aligned}$$

on obtient

$$\begin{aligned} \gamma_{I'_1 I'_2} &= \frac{1}{4N} [3 + F_I - \alpha (3f_{IJ} + \delta_{IJ} - \frac{1}{2} \gamma_{IJ})] \\ &+ \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 \left[\frac{f_{I_1 I_2} + 2\alpha f_{IJ} + \alpha^2 f_{J_1 J_2} - 2\alpha f_{I_1 I_2 J} - 2\alpha^2 f_{I_1 J_2}}{2} \right]. \end{aligned} \quad (\text{A.2.9})$$

Pour la probabilité qu'un gène tiré au hasard chez une femelle soit i.p.d. à un gène tiré au hasard chez deux autres femelles, on avait obtenu

$$\begin{aligned}
 f_{I_1 I_2 I_3} = & \frac{1}{N^2} \left[\frac{1}{8} + \frac{1}{8} \left(\frac{1}{4} + \frac{3}{4} F_I \right) + \frac{3}{8} f_{MP} + \frac{3}{8} \left(\frac{1}{2} f_{MP} + \frac{1}{2} \delta_{MP} \right) \right] \\
 & + \frac{3}{N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left[\frac{1}{2} \left[\frac{1}{4} f_{P_1 M_2} + \frac{1}{2} f_{M_1 P_1 M_2} + \frac{1}{4} \left(\frac{1}{2} f_{M_1 M_2} + \frac{1}{2} \delta_{M_1 M_2} \right) \right] \right. \\
 & + \left. \frac{1}{2} \left[\frac{1}{4} f_{P_1 P_2} + \frac{1}{2} f_{M_1 P_1 P_2} + \frac{1}{4} \left(\frac{1}{2} f_{M_1 P_2} + \frac{1}{2} \delta_{M_1 P_2} \right) \right] \right] \\
 & + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) \left[\frac{1}{8} f_{M_1 M_2 M_3} + \frac{3}{8} f_{M_1 M_2 P_3} + \frac{3}{8} f_{M_1 P_2 P_3} + \frac{1}{8} f_{P_1 P_2 P_3} \right].
 \end{aligned}$$

En utilisant

$$\begin{aligned}
 f_{P_1 M_2} &= f_{M_1 P_2} = \alpha k^2 f_{IJ}, \\
 f_{M_1 M_2} &= k^2 f_{I_1 I_2}, \\
 f_{P_1 P_2} &= \alpha^2 k^2 f_{J_1 J_2}, \\
 \delta_{M_1 M_2} &= k^2 \delta_{I_1 I_2}, \\
 \delta_{M_1 P_2} &= \alpha k^2 \delta_{IJ}, \\
 f_{M_1 M_2 M_3} &= k^3 f_{I_1 I_2 I_3}, \\
 f_{M_1 M_2 P_3} &= \alpha k^3 f_{I_1 I_2 J}, \\
 f_{M_1 P_2 P_3} &= \alpha^2 k^3 f_{IJ_1 J_2}, \\
 f_{P_1 P_2 P_3} &= \alpha^3 k^3 f_{J_1 J_2 J_3},
 \end{aligned}$$

on obtient finalement

$$\begin{aligned}
 f_{I_1 I_2 I_3} = & \frac{1}{32N^2} [5 + 3F_I + 6\alpha (3f_{IJ} + \delta_{IJ})] \\
 & + \frac{3}{16N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 \left[f_{I_1 I_2} + \delta_{I_1 I_2} + \alpha (3f_{IJ} + \delta_{IJ}) + 2\alpha^2 f_{J_1 J_2} \right. \\
 & + \left. 4\alpha f_{I_1 I_2 J} + 4\alpha^2 f_{IJ_1 J_2} \right] \\
 & + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) k^3 \frac{f_{I_1 I_2 I_3} + 3\alpha f_{I_1 I_2 J} + 3\alpha^2 f_{IJ_1 J_2} + \alpha^3 f_{J_1 J_2 J_3}}{8}.
 \end{aligned} \tag{A.2.10}$$

Maintenant, pour la probabilité que le gène d'un mâle soit i.p.d. à un gène choisi au hasard chez deux autres femelles, on avait trouvé

$$\begin{aligned}
 f_{I_1' I_2' J'} &= \frac{1}{N^2} \left[\frac{1}{4} f_{MP} + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} f_{MP} + \frac{1}{2} \delta_{MP} \right) + \frac{1}{4} \left(\frac{1}{4} + \frac{3}{4} F_I \right) \right] \\
 &+ \frac{3}{N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left[\frac{1}{3} \left[\frac{1}{4} f_{P_1 M_2} + \frac{1}{2} f_{M_1 P_1 M_2} + \frac{1}{4} \left(\frac{1}{2} f_{M_1 M_2} + \frac{1}{2} \delta_{M_1 M_2} \right) \right] \right. \\
 &+ \frac{2}{3} \left[\frac{1}{4} f_{M_1 P_1 P_2} + \frac{1}{4} f_{M_1 P_1 M_2} + \frac{1}{4} \left(\frac{1}{2} f_{M_1 P_2} + \frac{1}{2} \delta_{M_1 P_2} \right) + \frac{1}{4} \left(\frac{1}{2} f_{M_1 M_2} + \frac{1}{2} \delta_{M_1 M_2} \right) \right] \Bigg] \\
 &+ \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) \left[\frac{1}{4} f_{P_1 P_2 M_3} + \frac{1}{2} f_{M_1 P_2 M_3} + \frac{1}{4} f_{M_1 M_2 M_3} \right].
 \end{aligned}$$

En remplaçant par les équations obtenues ci-dessus, on obtient

$$\begin{aligned}
 f_{I_1' I_2' J'} &= \frac{1}{16N^2} [1 + 3F_I + 4\alpha(2f_{IJ} + \delta_{IJ})] \\
 &+ \frac{1}{8N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 \left[3(f_{I_1 I_2} + \delta_{I_1 I_2}) + \alpha(3f_{IJ} + \delta_{IJ}) + 8\alpha f_{I_1 I_2 J} \right. \\
 &+ 4\alpha^2 f_{IJ_1 J_2} \Bigg] \\
 &+ \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) k^3 \frac{f_{I_1 I_2 I_3} + 2\alpha f_{I_1 I_2 J} + \alpha^2 f_{IJ_1 J_2}}{4}.
 \end{aligned} \tag{A.2.11}$$

Pour la probabilité que le gène d'un mâle soit i.p.d. au gène d'un autre mâle et i.p.d. à un gène choisi au hasard chez une femelle, on avait obtenu

$$\begin{aligned}
 f_{I' J_1' J_2'} &= \frac{1}{N^2} \left[\frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} f_{MP} + \frac{1}{2} \delta_{MP} \right) + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{4} + \frac{3}{4} F_I \right) \right] \\
 &+ \frac{3}{N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left[\frac{1}{3} \left[\frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} f_{M_1 M_2} + \frac{1}{2} \delta_{M_1 M_2} \right) + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} f_{M_1 P_2} + \frac{1}{2} \delta_{M_1 P_2} \right) \right] \right. \\
 &+ \frac{2}{3} \left[\frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} f_{M_1 M_2} + \frac{1}{2} \delta_{M_1 M_2} \right) + \frac{1}{2} f_{M_1 P_1 M_2} \right] \Bigg] \\
 &+ \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) \left[\frac{1}{2} f_{M_1 M_2 M_3} + \frac{1}{2} f_{M_1 M_2 P_3} \right].
 \end{aligned}$$

Après manipulations algébriques, on trouve

$$\begin{aligned}
 f_{I'J'_1J'_2} &= \frac{1}{8N^2} [1 + 3F_I + 2\alpha(f_{IJ} + \delta_{IJ})] \\
 &+ \frac{1}{4N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) k^2 [3(f_{I_1I_2} + \delta_{I_1I_2}) + \alpha(f_{IJ} + \delta_{IJ}) + 4\alpha f_{I_1I_2J}] \\
 &+ \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) k^3 \frac{f_{I_1I_2I_3} + \alpha f_{I_1I_2J}}{2}.
 \end{aligned} \tag{A.2.12}$$

Finalement, pour la probabilité que le gène d'un mâle soit i.p.d. au gène de deux autres mâles, on a

$$\begin{aligned}
 f_{J'_1J'_2J'_3} &= \frac{1}{N^2} \left[\frac{1}{4} + \frac{3}{4}F_I \right] + \frac{3}{N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left[\frac{1}{2}f_{M_1M_2} + \frac{1}{2}\delta_{M_1M_2} \right] \\
 &+ \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) f_{M_1M_2M_3}.
 \end{aligned}$$

En remplaçant, on obtient

$$f_{J'_1J'_2J'_3} = \frac{1}{4N^2} [1 + 3F_I] + \frac{3}{2N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) k^2 [f_{I_1I_2} + \delta_{I_1I_2}] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) k^3 f_{I_1I_2I_3}. \tag{A.2.13}$$

À l'équilibre, on doit donc résoudre le système d'équations suivant :

$$\begin{aligned}
 F_I &= \alpha f_{IJ}, \\
 f_{I_1I_2} &= \frac{1}{8N} [3 + F_I + 4\alpha f_{IJ}] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left[\frac{k^2 f_{I_1I_2} + 2\alpha k^2 + \alpha^2 k^2 f_{J_1J_2}}{4} \right], \\
 f_{IJ} &= \frac{1}{4N} [1 + F_I + 2\alpha k^2 f_{IJ}] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) k^2 \left[\frac{f_{I_1I_2} + \alpha f_{IJ}}{2} \right], \\
 f_{J_1J_2} &= \frac{1}{2N} [1 + F_I] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) k^2 f_{I_1I_2}, \\
 \delta_{IJ} &= \frac{\alpha}{2N} [f_{IJ} + \delta_{IJ}] + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \alpha k^2 f_{I_1I_2J},
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\gamma_{IJ} &= \frac{1}{2N} \left[1 + F_I - \alpha \left(f_{IJ} + \delta_{IJ} - \frac{1}{2} \gamma_{IJ} \right) \right] \\
&\quad + \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 [f_{I_1 I_2} + \alpha f_{IJ} - 2\alpha f_{I_1 I_2 J}], \\
\delta_{I_1 I_2} &= \frac{\alpha}{4N} [(3f_{IJ} + \delta_{IJ})] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \alpha k^2 \left[\frac{f_{I_1 I_2 J} + \alpha f_{IJ_1 J_2}}{2} \right], \\
\gamma_{I_1 I_2} &= \frac{1}{4N} \left[3 + F_I - \alpha \left(3f_{IJ} + \delta_{IJ} - \frac{1}{2} \gamma_{IJ} \right) \right] \\
&\quad + \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 \left[\frac{f_{I_1 I_2} + 2\alpha f_{IJ} + \alpha^2 f_{J_1 J_2} - 2\alpha f_{I_1 I_2 J} - 2\alpha^2 f_{IJ_1 J_2}}{2} \right], \\
f_{I_1 I_2 I_3} &= \frac{1}{32N^2} [5 + 3F_I + 6\alpha (3f_{IJ} + \delta_{IJ})] \\
&\quad + \frac{3}{16N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 \left[f_{I_1 I_2} + \delta_{I_1 I_2} + \alpha (3f_{IJ} + \delta_{IJ}) + 2\alpha^2 f_{J_1 J_2} \right. \\
&\quad \left. + 4\alpha f_{I_1 I_2 J} + 4\alpha^2 f_{IJ_1 J_2} \right] \\
&\quad + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) k^3 \frac{f_{I_1 I_2 I_3} + 3\alpha f_{I_1 I_2 J} + 3\alpha^2 f_{IJ_1 J_2} + \alpha^3 f_{J_1 J_2 J_3}}{8}, \\
f_{I_1 I_2 J} &= \frac{1}{16N^2} [1 + 3F_I + 4\alpha (2f_{IJ} + \delta_{IJ})] \\
&\quad + \frac{1}{8N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 \left[3(f_{I_1 I_2} + \delta_{I_1 I_2}) + \alpha (3f_{IJ} + \delta_{IJ}) + 8\alpha f_{I_1 I_2 J} \right. \\
&\quad \left. + 4\alpha^2 f_{IJ_1 J_2} \right] \\
&\quad + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) k^3 \frac{f_{I_1 I_2 I_3} + 2\alpha f_{I_1 I_2 J} + \alpha^2 f_{IJ_1 J_2}}{4}, \\
f_{IJ_1 J_2} &= \frac{1}{8N^2} [1 + 3F_I + 2\alpha (f_{IJ} + \delta_{IJ})] \\
&\quad + \frac{1}{4N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 [3(f_{I_1 I_2} + \delta_{I_1 I_2}) + \alpha (f_{IJ} + \delta_{IJ}) + 4\alpha f_{I_1 I_2 J}] \\
&\quad + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) k^3 \frac{f_{I_1 I_2 I_3} + \alpha f_{I_1 I_2 J}}{2}, \\
f_{J_1 J_2 J_3} &= \frac{1}{4N^2} [1 + 3F_I] + \frac{3}{2N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 [f_{I_1 I_2} + \delta_{I_1 I_2}] + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) k^3 f_{I_1 I_2 I_3}.
\end{aligned}$$

En résolvant à l'aide de *mathematica*, on obtient la figure A.3.

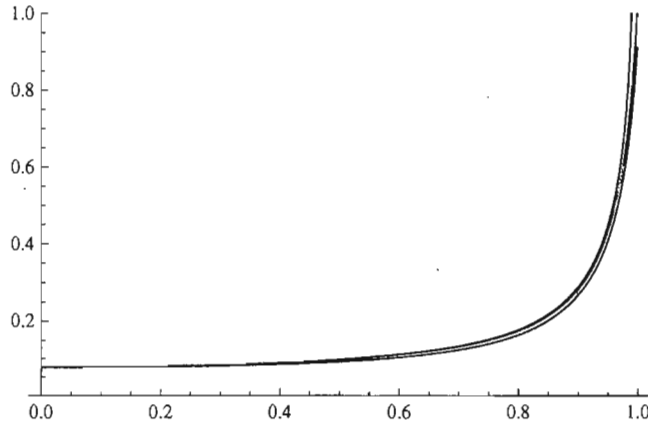


FIG. A.3. Graphique de f_{IJ}/f_{II} (rouge), δ_{IJ}/δ_{II} (vert) et γ_{IJ}/γ_{II} (bleu) pour $N = 2$ et $\alpha = 0.5$

A.3. MODÈLE AVEC POSSIBILITÉ D'EXTINCTION

Pour le cas haplo-diploïde du modèle avec probabilité d'extinction de la population, nous procéderons de la même façon qu'à la section précédente mais en utilisant les équations obtenues dans le modèle de dispersion avant accouplement pour une population haplo-diploïde. Nous présentons donc uniquement les équations obtenues, les détails sont laissés aux soins du lecteur.

$$F'_I = (1 - m)k^2 f_{IJ}, \quad (\text{A.3.1})$$

$$\begin{aligned} f_{I_1 I_2}' &= (1 - m) \left[\frac{1}{8N} (3 + F_I + 4k^2 f_{IJ}) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{k^2 (f_{I_1 I_2} + 2f_{IJ} + f_{J_1 J_2})}{4} \right] \\ &\quad + m \left[\frac{1}{8N} (3 + F_I) \right] \\ &= \frac{1}{8N} [3 + F_I] + (1 - m) \left[\frac{k^2}{2N} f_{IJ} + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{k^2 (f_{I_1 I_2} + 2f_{IJ} + f_{J_1 J_2})}{4} \right], \end{aligned} \quad (\text{A.3.2})$$

$$\begin{aligned} f_{I' J'} &= (1 - m) \left[\frac{1}{4N} (1 + F_I + 2k^2 f_{IJ}) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{k^2 (f_{I_1 I_2} + f_{IJ})}{2} \right] \\ &\quad + m \left[\frac{1}{4N} (1 + F_I) \right] \\ &= \frac{1}{4N} [1 + F_I] + (1 - m) \left[\frac{k^2}{2N} f_{IJ} + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{k^2 (f_{I_1 I_2} + f_{IJ})}{2} \right], \end{aligned} \quad (\text{A.3.3})$$

$$\begin{aligned}
f_{J'_1 J'_2} &= (1-m) \left[\frac{1}{2N} (1 + F_I) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) k^2 f_{I_1 I_2} \right] + m \left[\frac{1}{2N} (1 + F_I) \right] \\
&= \frac{1}{2N} [1 + F_I] + (1-m) \left[\left(1 - \frac{1}{N}\right) k^2 f_{I_1 I_2} \right],
\end{aligned} \tag{A.3.4}$$

$$\delta_{J' J'} = (1-m) \left[\frac{1}{2N} k^2 (f_{IJ} + \delta_{IJ}) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) k^3 f_{I_1 I_2 J} \right], \tag{A.3.5}$$

$$\begin{aligned}
\gamma_{J' J'} &= (1-m) \left[\frac{1}{4N} \left(1 + F_I - k^2 \left(f_{IJ} + \delta_{IJ} - \frac{1}{2} \gamma_{IJ} \right) \right) \right. \\
&\quad \left. + \left(1 - \frac{1}{N}\right) k^2 (f_{I_1 I_2} + f_{IJ} - 2k f_{I_1 I_2 J}) \right] + m \left[\frac{1}{4N} (1 + F_I) \right] \\
&= \frac{1}{4N} [1 + F_I] + (1-m) \left[\frac{k^2}{4N} \left(\frac{1}{2} \gamma_{IJ} - f_{IJ} - \delta_{IJ} \right) \right. \\
&\quad \left. + \left(1 - \frac{1}{N}\right) k^2 (f_{I_1 I_2} + f_{IJ} - 2k f_{I_1 I_2 J}) \right],
\end{aligned} \tag{A.3.6}$$

$$\delta_{I'_1 I'_2} = (1-m) \left[\frac{k^2}{4N} (3f_{IJ} + \delta_{IJ}) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{k^2 (f_{I_1 I_2 J} + f_{IJ_1 J_2})}{2} \right], \tag{A.3.7}$$

$$\begin{aligned}
\gamma_{I'_1 I'_2} &= (1-m) \left[\frac{1}{4N} \left(3 + F_I - k^2 \left(3f_{IJ} + \delta_{IJ} - \frac{1}{2} \gamma_{IJ} \right) \right) \right. \\
&\quad \left. + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{k^2 (f_{I_1 I_2} + 2f_{IJ} + f_{J_1 J_2} - 2k f_{I_1 I_2 J} - 2k f_{IJ_1 J_2})}{2} \right] + m \left[\frac{1}{4N} (3 + F_I) \right] \\
&= \frac{1}{4N} [3 + F_I] + (1-m) \left[\frac{k^2}{4N} \left(\frac{1}{2} \gamma_{IJ} - 3f_{IJ} - \delta_{IJ} \right) \right. \\
&\quad \left. + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{k^2 (f_{I_1 I_2} + 2f_{IJ} + f_{J_1 J_2} - 2k f_{I_1 I_2 J} - 2k f_{IJ_1 J_2})}{2} \right],
\end{aligned} \tag{A.3.8}$$

$$\begin{aligned}
f_{l'_1 l'_2 l'_3} &= (1-m) \left[\frac{1}{32N^2} (5 + 3F_I + 6k^2 (3f_{IJ} + \delta_{IJ})) \right. \\
&\quad + \frac{3}{16N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 (f_{l_1 l_2} + \delta_{l_1 l_2} + 3f_{IJ} + \delta_{IJ} + 2f_{J_1 J_2} + 4kf_{l_1 l_2 J} + 4kf_{IJ_1 J_2}) \\
&\quad + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) \frac{k^3 (f_{l_1 l_2 l_3} + 3f_{l_1 l_2 J} + 3f_{IJ_1 J_2} + f_{J_1 J_2 J_3})}{8} \left. \right] \\
&\quad + m \left[\frac{1}{32N^2} (5 + 3F_I) \right] \\
&= \frac{1}{32N^2} [5 + 3F_I] + (1-m) \left[\frac{3k^2}{16N^2} (3f_{IJ} + \delta_{IJ}) \right. \\
&\quad + \frac{3}{16N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 (f_{l_1 l_2} + \delta_{l_1 l_2} + 3f_{IJ} + \delta_{IJ} + 2f_{J_1 J_2} + 4kf_{l_1 l_2 J} + 4kf_{IJ_1 J_2}) \\
&\quad + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) \frac{k^3 (f_{l_1 l_2 l_3} + 3f_{l_1 l_2 J} + 3f_{IJ_1 J_2} + f_{J_1 J_2 J_3})}{8} \left. \right],
\end{aligned} \tag{A.3.9}$$

$$\begin{aligned}
f_{l'_1 l'_2 J'} &= (1-m) \left[\frac{1}{16N^2} (1 + 3F_I + 4k^2 (2f_{IJ} + \delta_{IJ})) \right. \\
&\quad + \frac{1}{8N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 (3f_{l_1 l_2} + 3\delta_{l_1 l_2} + 4f_{IJ} + 2\delta_{IJ} + 8kf_{l_1 l_2 J} + 4kf_{IJ_1 J_2}) \\
&\quad + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) \frac{k^3 (f_{l_1 l_2 l_3} + 2f_{l_1 l_2 J} + f_{IJ_1 J_2})}{4} \left. \right] + m \left[\frac{1}{16N^2} (1 + 3F_I) \right] \\
&= \frac{1}{16N^2} [1 + 3F_I] + (1-m) \left[\frac{k^2}{4N^2} (2f_{IJ} + \delta_{IJ}) \right. \\
&\quad + \frac{1}{8N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 (3f_{l_1 l_2} + 3\delta_{l_1 l_2} + 4f_{IJ} + 2\delta_{IJ} + 8kf_{l_1 l_2 J} + 4kf_{IJ_1 J_2}) \\
&\quad + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) \frac{k^3 (f_{l_1 l_2 l_3} + 2f_{l_1 l_2 J} + f_{IJ_1 J_2})}{4} \left. \right],
\end{aligned} \tag{A.3.10}$$

$$\begin{aligned}
f_{I'J'_1J'_2} &= (1-m) \left[\frac{1}{8N^2} (1 + 3F_I + 2k^2 (f_{IJ} + \delta_{IJ})) \right. \\
&\quad + \frac{k^2}{4N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) (3f_{I_1I_2} + 3\delta_{I_1I_2} + f_{IJ} + \delta_{IJ} + 4kf_{I_1I_2J}) \\
&\quad + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) \frac{k^3 (f_{I_1I_2I_3} + f_{I_1I_2J})}{2} \left. \right] + m \left[\frac{1}{8N^2} (1 + 3F_I) \right] \\
&= \frac{1}{8N^2} [1 + 3F_I] + (1-m) \left[\frac{k^2}{4N^2} (f_{IJ} + \delta_{IJ}) \right. \\
&\quad + \frac{k^2}{4N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) (3f_{I_1I_2} + 3\delta_{I_1I_2} + f_{IJ} + \delta_{IJ} + 4kf_{I_1I_2J}) \\
&\quad + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) \frac{k^3 (f_{I_1I_2I_3} + f_{I_1I_2J})}{2} \left. \right],
\end{aligned} \tag{A.3.11}$$

$$\begin{aligned}
f_{J'_1J'_2J'_3} &= (1-m) \left[\frac{1}{4N^2} (1 + 3F_I) + \frac{3}{2N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 (f_{I_1I_2} + \delta_{I_1I_2}) \right. \\
&\quad + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) k^3 f_{I_1I_2I_3} \left. \right] + m \left[\frac{1}{4N^2} (1 + 3F_I) \right] \\
&= \frac{1}{4N^2} [1 + 3F_I] \\
&\quad + (1-m) \left[\frac{3}{2N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 (f_{I_1I_2} + \delta_{I_1I_2}) + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) k^3 f_{I_1I_2I_3} \right].
\end{aligned} \tag{A.3.12}$$

À l'équilibre, on doit résoudre le système d'équations suivant :

$$\begin{aligned}
F_I &= (1 - m)k^2 f_{IJ}, \\
f_{I_1 I_2} &= \frac{1}{8N} [3 + F_I] + (1 - m) \left[\frac{k^2}{2N} f_{IJ} + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{k^2 (f_{I_1 I_2} + 2f_{IJ} + f_{J_1 J_2})}{4} \right], \\
f_{IJ} &= \frac{1}{4N} [1 + F_I] + (1 - m) \left[\frac{k^2}{2N} f_{IJ} + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{k^2 (f_{I_1 I_2} + f_{IJ})}{2} \right], \\
f_{J_1 J_2} &= \frac{1}{2N} [1 + F_I] + (1 - m) \left[\left(1 - \frac{1}{N}\right) k^2 f_{I_1 I_2} \right], \\
\delta_{IJ} &= (1 - m) \left[\frac{1}{2N} k^2 (f_{IJ} + \delta_{IJ}) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) k^3 f_{I_1 I_2 J} \right], \\
\gamma_{IJ} &= \frac{1}{4N} [1 + F_I] + (1 - m) \left[\frac{k^2}{4N} \left(\frac{1}{2} \gamma_{IJ} - f_{IJ} - \delta_{IJ} \right) \right. \\
&\quad \left. + \left(1 - \frac{1}{N}\right) k^2 (f_{I_1 I_2} + f_{IJ} - 2k f_{I_1 I_2 J}) \right], \\
\delta_{I_1 I_2} &= (1 - m) \left[\frac{k^2}{4N} (3f_{IJ} + \delta_{IJ}) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{k^2 (f_{I_1 I_2 J} + f_{IJ_1 J_2})}{2} \right], \\
\gamma_{I_1 I_2} &= \frac{1}{4N} [3 + F_I] + (1 - m) \left[\frac{k^2}{4N} \left(\frac{1}{2} \gamma_{IJ} - 3f_{IJ} - \delta_{IJ} \right) \right. \\
&\quad \left. + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{k^2 (f_{I_1 I_2} + 2f_{IJ} + f_{J_1 J_2} - 2k f_{I_1 I_2 J} - 2k f_{IJ_1 J_2})}{2} \right], \\
f_{I_1 I_2 I_3} &= \frac{1}{32N^2} [5 + 3F_I] + (1 - m) \left[\frac{3k^2}{16N^2} (3f_{IJ} + \delta_{IJ}) \right. \\
&\quad + \frac{3}{16N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) k^2 (f_{I_1 I_2} + \delta_{I_1 I_2} + 3f_{IJ} + \delta_{IJ} + 2f_{J_1 J_2} + 4k f_{I_1 I_2 J} + 4k f_{IJ_1 J_2}) \\
&\quad \left. + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) \frac{k^3 (f_{I_1 I_2 I_3} + 3f_{I_1 I_2 J} + 3f_{IJ_1 J_2} + f_{J_1 J_2 J_3})}{8} \right], \\
f_{I_1 I_2 J} &= \frac{1}{16N^2} [1 + 3F_I] + (1 - m) \left[\frac{k^2}{4N^2} (2f_{IJ} + \delta_{IJ}) \right. \\
&\quad + \frac{1}{8N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) k^2 (3f_{I_1 I_2} + 3\delta_{I_1 I_2} + 4f_{IJ} + 2\delta_{IJ} + 8k f_{I_1 I_2 J} + 4k f_{IJ_1 J_2}) \\
&\quad \left. + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) \frac{k^3 (f_{I_1 I_2 I_3} + 2f_{I_1 I_2 J} + f_{IJ_1 J_2})}{4} \right], \\
f_{IJ_1 J_2} &= \frac{1}{8N^2} [1 + 3F_I] + (1 - m) \left[\frac{k^2}{4N^2} (f_{IJ} + \delta_{IJ}) \right. \\
&\quad + \frac{k^2}{4N} \left(1 - \frac{1}{N}\right) (3f_{I_1 I_2} + 3\delta_{I_1 I_2} + f_{IJ} + \delta_{IJ} + 4k f_{I_1 I_2 J}) \\
&\quad \left. + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \left(1 - \frac{2}{N}\right) \frac{k^3 (f_{I_1 I_2 I_3} + f_{I_1 I_2 J})}{2} \right],
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
f_{J_1 J_2 J_3} &= \frac{1}{4N^2} [1 + 3F_l] \\
&+ (1 - m) \left[\frac{3}{2N} \left(1 - \frac{1}{N} \right) k^2 (f_{l_1 l_2} + \delta_{l_1 l_2}) + \left(1 - \frac{1}{N} \right) \left(1 - \frac{2}{N} \right) k^3 f_{l_1 l_2 l_3} \right].
\end{aligned}$$